ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 85

8

АВГУСТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2000

УДК 582.272.46

© Л. П. Перестенко

ЭВОЛЮЦИЯ БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*PHAEOPHYTA*) В МИРОВОМ ОКЕАНЕ

1. ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ

L. P. PERESTENKO. EVOLUTION OF BROWN ALGAE (*PHAEOPHYTA*) IN THE WORLD OCEAN.
1. PATTERNS OF BROWN ALGAE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

Обзор распространения бурых водорослей подтверждает, за некоторым исключением, их разделение на 2 таксономические группы в ранге классов. Одну группу составляют порядки *Sphacelariales*, *Dictyotales*, *Fucales*, сохраняющие первичную паренхимную структуру — эмбриональную нодулу. Они широко распространены в Мировом океане, но имеют наибольшее таксономическое разнообразие и наиболее отчетливо выраженные признаки эволюции в южном полушарии, в австралийско-новозеландском регионе. Другую группу составляют умеренноводные порядки. *Chordariales*, *Dictyosiphonales*, *Laminariales*, *Sporochnales*, *Desmarestiales* и широко распространенный порядок *Ectocarpales*. Первые 2 наибольшее таксономическое разнообразие имеют в северном полушарии, как и родоначальный для них порядок *Ectocarpales*. Происхождение *Laminariales* в северной Пацифике очевидно. Небольшие порядки *Sporochnales* и *Desmarestiales* произошли в южном полушарии. Паренхимная нодула в этих порядках неизвестна.

Ключевые слова: *Phaeophyta*, распространение.

Существует несколько филогенетических систем *Phaeophyta*. Их создатели систематизировали порядки на основе сходства и различия морфологической организации слоевища и жизненных циклов (Kylin, 1933; Smith, 1938; Papenfuss, 1951; Scagel, 1966; Nakamura, 1972; Wynne, Loiseaux, 1976; Wynne, 1981). В одной из последних систем (Wynne, Loiseaux, 1976) выделены 4 филогенетические линии. 3 линии — с гаплодиплофазным циклом: 1) паренхимные *Sphacelariales*, *Cutleriales*, *Tilopteridales*, *Dictyotales*; 2) нитчатые, паренхимные *Dictyosiphonales*, *Scytosiphonales*, *Laminariales*; 3) нитчатые псевдопаренхимные *Chordariales*, *Desmarestiales*, *Sporochnales*. Все эти группы имеют общего предка *Ectocarpales*. *Fucales* и *Durvillaeales* (4-я линия) рассматриваются как группы с неизвестной предковой формой и неполным жизненным циклом, в котором нет свободноживущего гаметофита. В системе M. Clayton (1984) было признано, что порядки *Sporochnales*, *Desmarestiales* и *Laminariales* имеют общего предка, а порядок *Fucales* дивергировал от гетероморфного предка, родственного современным *Chordariales* или *Dictyosiphonales*. Эта группа, возможно, существует с мела, и ее родина — Аустралазия. Специализация группы продолжалась в течение палеогена (третичного времени). Фукусовые, адаптированные к низким температурам, возникли в конце третичного времени с развитием холодного климата (Clayton, 1990). На основании сравнительного анализа современных данных по морфологии C. van den Hoek с соавт. (1995) рассматривают порядок *Ectocarpales* как предковую группу для всех остальных бурых водорослей. Это означает, что эктокарповые менее всего изменились со времени происхождения *Phaeophyta*. Предполагается, что предковая форма представляла собой стелющиеся нити с апикальным ростом и вертикально растущими нитями с интеркалярным ростом. Цикл был изоморфным диплогаплофазным. Все остальные *Phaeophyta* дивергировали рано, но сохранили в онтогенезе простое строение эктокарпового предка. Эволюция осуществлялась путем филогенетических приобретений и потерь. В одной эволюционной линии *Dictyotales*, *Sphacelariales* и *Syringodermatales* произошли в результате потери вертикальных нитей с их интеркалярным ростом. В другой линии у *Scytosiphonales* и *Cutleriales* вертикальная нить с интеркалярным ростом эволюционировала в гаплоидной фазе, в диплоидной фазе сохранилось лишь стелющееся слоевище с апикальным ростом. В третьей эволюционной линии *Dictyosiphonales* и *Chordariales* дивергировали в результате эволюционных преобразований вертикальных нитей с интеркалярным ростом в диплоидной фазе. В гаплоидной фазе слоевище редуцировалось до стелющихся нитей с апикальным ростом. К этой эволюционной линии относятся *Sporochnales*, *Desmarestiales* и *Laminariales*. У десмарестиевых спорофит сохранил трихоталлическую меристему, но приобрел активный рост меристодермой. У ламинариевых трихоталлический рост почти утрачен: он проявляется лишь в апикальных волосках некоторых молодых спорофитов. Рост слоевища интеркалярный, осуществляется меристодермой. Наиболее специализированную группу этой эволюционной линии представляют *Fucales* с их вторичным апикальным и меристодермальным ростом. Авторы подчеркивают, что эволюционная дивергенция современных групп началась на примитивном нитчатом уровне организации, что эктокарповые дали, по-видимому, — «пучок» параллельных эволюционных линий. Физиологическая анизогамия является примитивным типом полового размножения у бурых водорослей. Она эволюционировала в морфологическую анизогамию и даже оогамию несколько раз совершенно независимо у *Ectocarpales*, *Sphacelariales*, *Dictyotales* и *Cutleriales* и в линии, давшей *Desmarestiales*, *Laminariales* и *Fucales*. Предположительно бурые водоросли одновозрастны с диатомовыми водорослями и цветковыми растениями (Hoek et al., 1995).

Сравнительное морфологическое изучение эмбрионального развития помимо изучения циклов развития и размножения бурых водорослей позволило нам выявить в этой группе организмов 2 главные эволюционные линии (Перестенко, 1972). К одной из них относятся полиспоровые формы с одноклеточной эмбриоспорой, прорастающей в нить, к другой — олигоспоровые и полиспоровые формы, образующие многоклеточную паренхимную нодулу, также прорастающую в нить (назовем их вторичнонитчатыми). Во второй эволюционной линии нить образовалась не сразу, «так как вначале эмбриоспора, по-видимому, образовывала многоклеточное паренхимное слоевище, на котором позднее возникла и эволюционно закрепилась однорядная нить. Само многоклеточное образование не могло быть крупным и, скорее всего, состояло из небольшого числа клеток, так как крупный многоклеточный автотрофный организм с неограниченным ростом, состоящий из неспециализированных клеток, не мог быть эволюционно перспективным образованием. Таким образованием оказалась нить» (Перестенко, 1972 : 758).

«Эволюция нити шла... путем взаимодействия двух противоположных процессов: роста и его ингибиции. В результате этого возникли ныне существующие моно- и полисифонные структуры, состоящие из систем нитей с ограниченным и неограниченным ростом. Одновременно шел процесс специализации.

Паренхимные структуры у водорослей также возникли из нити, т. е. вторично. Их формирование, по-видимому, стало возможным лишь при наличии некоторого „запаса" специализации, „накопленного" эволюционировавшей нитью» (Перестенко, 1972 : 758).

К линии структур с паренхимной нодулой были отнесены *Dictyotales*, *Fucales*, *Sphacelariales*, *Tilopteridales*. К линии структур с одноклеточной эмбриоспорой отнесены *Ectocarpales*, *Cutleriales*, *Chordariales*, *Dictyosiphonales*, *Scytosiphonales*, *Sporochnales*, *Desmarestiales*, *Laminariales* (Перестенко, 1972).

Сравнение эмбриональных стадий развития позволило проследить родственные связи *Phaeophyta* и представить систему этой группы в следующем виде с выделением новых классов и подклассов (Перестенко, 1972).

Класс *Phaeosporophyceae*. Подкласс *Ectocarpophycidae*: порядки *Ectocarpales*, *Cutleriales*, *Chordariales*, *Dictyosiphonales*, *Scytosiphonales*; подкласс *Laminariophycidae*: порядки *Sporochnales*, *Desmarestiales*, *Laminariales*.

Класс *Cyclosporophyceae*: порядки *Sphacelariales*, *Tilopteridales*, *Dictyotales*, *Fucales*, предположительно *Ascoseirales*, *Durvillaeales*.

Позднейшие исследования подтвердили правильность установления родственных связей между порядками *Sporochnales*, *Desmarestiales* и *Laminariales* (Clayton, 1984; Tan, Druehl, 1996, и др.). В эволюции этой ветви наиболее отчетливо проявились морфогенетические свойства пространства. Нашло подтверждение филогенетическое родство *Dictyotales* и *Fucales* на биохимическом уровне (Khotimchenko et al., 1990).

Итак, по данным сравнительной эмбриологии бурые водоросли разбиваются на 2 группы. Является ли эта дифференциация проявлением определенных филогенетических тенденций, определенных пространственных и временных различий в их развитии, или она является проявлением параллелизма в развитии близких организмов независимо ни от времени, ни от пространства? Чтобы ответить на этот вопрос, следует проанализировать распространение *Phaeophyta* в Мировом океане и спроецировать его на условия существования со времени возникновения группы предположительно 200 млн лет назад на границе триаса и юры (Lim et al., 1986) или в мелу (Clayton, 1990).

В классе *Cyclosporophyceae* порядок *Dictyotales* характеризуется паренхимной нодулой, первично апикальным ростом (интеркалярного роста никогда не было), изоморфным циклом, оогамией и олигоспорией. Диктиотовые широко распространены в тропической зоне, и лишь немногие представители выходят за ее пределы в бореально-тропическую интерзону. Порядок включает 17 родов, составляющих одно сем. *Dictyotaceae*, род *Dictyotopsis*, выделенный в сем. *Dictyotopsidaceae* (Allender, 1980), и род *Scoresbyella*, составляющий сем. *Scoresbyellaceae* (Womersley, 1987). Роды *Dictyota*, *Dictyopteris*, *Padina*, *Zonaria* и *Spatoglossum*, состоящие из большого числа видов (особенно *Dictyota* и *Dictyopteris*), распространены в тропических водах 3 океанов. Широкие ареалы имеют также небольшой род *Lobophora* и сравнительно небольшие роды *Dilophus* и *Stypopodium*. Остальные роды включают в себя от одного до нескольких видов и ограничены в своем распространении. В Индийском и Тихом океанах обитают *Glossophora*, *Distromium*, *Pachydictyon*. Только в Индийском океане известен род *Stoechospermum*, у берегов юго-восточной Австралии и, возможно, Японии — род *Homoeostrichus*. Род *Dictyotopsis* в своем распространении включает о-в Суматру, острова между Суматрой и Фиджи и северо-восточное побережье Австралии. Небольшие ареалы имеют эндемичные южноавстралийские роды *Lobospira* и *Scoresbyella*. Род *Chlanidophora* известен с о-ва Мадагаскар и из южной Австралии. Большинство родов обитает в Индийском океане и Западной Пацифике. Особенно насыщен ими австралийский регион, который является центром родового разнообразия диктиотовых. В умеренных водах у южного побережья Австралии обитает 41 вид из 15 родов (Womersley, 1987), а 43 вида из 13 родов — в теплоумеренных и тропических водах (Lewis, 1985). Всего на австралийском шельфе обитают 73 вида из 17 родов (Phillips et al., 1993). В числе их *Homoestrichus olsenii* Womersley, у которого обнаружены подвижные с двумя жгутиками зооспоры (Phillips, Clayton, 1994), до сих пор неизвестные в порядке *Dictyotales*.

Фукусовые характеризуются паренхимной нодулой, вторично апикальным ростом, моногенетическим диплофазным циклом, оогамией и гипотетической олигоспорией. Фукусовые распространены в Мировом океане от арктических побережий Америки, Гренландии, Азии до побережья Антарктиды. Большинство фукусовых населяет тропические и теплоумеренные воды. Большинство родов и 3 семейства (*Himanthaliaceae*, *Hormosiraceae* и *Seirococcaceae*) имеют ограниченное распространение. Сем. *Himanthaliaceae* распространено в северной Атлантике, семейства *Hormosiraceae* и *Seirococcaceae* — в новозеландско-австралийском регионе. Только в водах Австралии обитают роды *Acrocarpia*, *Caulocystis*, *Carpoglossum*, *Myriodesma*, (*Cystoseiraceae*), *Phyllospora*, *Scytothalia*, *Seirococcus* (сем. *Seirococcaceae*). Эндемиками Новой Зеландии являются роды *Marginariella* (*Seirococcaceae*), *Landsburgia* (*Cystoseiraceae*) и 4 из 5 видов рода *Carpophyllum* (*Sargassaceae*). Эндемиками новозеландско-южноавстралийского региона являются монотипический род *Notheia* (*Notheiaceae*), *Xiphophora* (*Fucaceae*), подавляющее число видов *Cystophora* (*Cystoseiraceae*), монотипический род *Hormosira* (*Hormosiraceae*). Здесь представлена половина родов порядка (19) из

6 семейств. Антарктика и Субантарктика представлены единственным монотипическим родом *Cystosphaera*. У берегов Южной Африки обитают *Bifurcaria*, *Scaberia*, для этого региона эндемичны *Bifurcariopsis* (сем. *Cystoseiraceae*), *Oerstedtia* (сем. *Sargassaceae*). Большинство родов-эндемиков состоит из 1—2 видов, только род *Cystophora* — из 25 видов.

В умеренных водах северного полушария распространено сем. *Fucaceae* и некоторые представители семейств *Cystoseiraceae* и *Sargassaceae*; это виды родов *Fucus* (6—7 видов), *Pelvetia* (3 вида), *Pelvetiopsis* (2 вида), *Ascophyllum* (1 вид) в сем. *Fucaceae*, *Halydrys*, *Bifurcaria*, *Cystoseira* (*Cystoseiraceae*), *Sargassum* (*Sargassaceae*) и эндемик Северной Атлантики *Himanthalia* (*Himanthaliaceae*). Тихим океаном ограничено распространение родов *Coccophora* (*Cystoseiraceae*), *Hizikia* (*Sargassaceae*), *Pelvetiopsis*, *Hesperophycus* (*Fucaceae*) и *Stolonophora*. Первые 2 являются эндемиками Японии, последние 3 — эндемиками Северной Америки. В Атлантике распространены монотипические роды *Ascophyllum* и *Himanthalia*. Род *Acystis* также имеет весьма ограниченное распространение. Он известен из района Адена и западной Австралии. В Карибском море обитает *Cladophyllum* (*Sargassaceae*).

И только 4 рода имеют широкое распространение. Это *Sargassum*, *Turbinaria*, *Cystoseira*, *Hormophysa*. В обоих полушариях, главным образом в тропической зоне, обитают *Sargassum* и *Turbinaria* (сем. *Sargassaceae*). Особенно богат видами род *Sargassum*: у восточных побережий Индийского океана известны более 130 видов, у западных побережий — около 80 (Silva et al., 1996). Австралия является центром распространения отдельных групп видов этого рода; у побережья Квинсленда распространены около 50 видов (Phillips, Price, 1997). Большинство видов *Cystoseira* обитает в северном полушарии, и несколько видов известны в южном полушарии. Наиболее богата видами северо-восточная Атлантика в пределах бореально-тропической интерзоны. Род *Hormophysa* (*Cystoseiraceae*) имеет широкий индо-западнопацифический ареал.

Анализируя распространение фукусовых, приходим к выводу, что в южноавстралийско-новозеландском регионе обитают как относительно примитивные (*Notheia*, *Hormosira*), так и самые продвинутые (*Seirococcaceae*, *Fucaceae*) фукусовые. Здесь представлено все таксономическое разнообразие и все типы роста этой группы. Тропические воды населены сравнительно примитивными семействами *Cystoseiraceae* и *Sargassaceae*, умеренные и холодные воды — более продвинутыми в эволюционном отношении семействами *Fucaceae* и *Seirococcaceae*. Причем в северном полушарии господствуют представители сем. *Fucaceae*.

Небольшой порядок *Sphacelariales* характеризуется паренхимной нодулой, первично апикальным ростом, изоморфным циклом, изогамией, оогамией, полиспорией. Он состоит из 3—4 семейств и 8—9 родов и широко распространен в Мировом океане. Из относительно примитивного сем. *Sphacelariaceae* наиболее широко распространен род *Sphacelaria*. Многочисленные виды рода населяют морские побережья Атлантики, Северного Ледовитого, Тихого и Индийского океанов всех широт, однако неравномерно: наибольшее число видов распространено у берегов США и Канады (9), Европы (16), Японии (9), южной Австралии (15). При этом в тропической зоне он является наиболее распространенным представителем порядка во флоре. Следует отметить, что виды с радиальным клеточным делением в слоевище распространены в тропических и умеренных водах северного и южного полушарий. Виды с периклинальным клеточным делением известны только в умеренных и холодных водах северного полушария (Prud"Homme van Reine, 1974). Кроме *Sphacelaria* в тропической зоне представлены роды *Halopteris* и *Stypocaulon* (сем. *Stypocaulaceae*). Наиболее примитивный представитель сем. *Sphacelariaceae* — монотипический род *Sphacella* — имеет разорванный ареал: *S. subtilissima* Reinke обнаружен на большой глубине в Средиземном море и у южной Австралии. Род *Onslowia* является эндемиком атлантического побережья США, распространенным от Северной Каролины до Флориды включительно и у Багамских о-вов (Searles, Leister, 1980; Henry, 1987a, b). Из 5 родов сем. *Stypocaulaceae* широкие ареалы отмечены у родов *Halopteris* и

Stypocaulon. В северном полушарии распространены 3 вида: *Stypocaulon scoparium* (L.) Kütz., *Halopteris filicina* (Grateloup) Kütz. и *H. durum* (Rupr.) Okam. Остальные виды (около 10) распространены в южном полушарии циркумполярно. Из них в Субантарктике, у берегов южной Африки и Южной Америки (Чили) — 4 вида, в австралийско-новозеландском регионе — 4—6 видов. Другие 3 рода семейства имеют аустральные ареалы: монотипические *Alethocladus* (Антарктический п-ов, Магелланов пролив, острова Кергелен, Маккуори, Крозе) и *Ptilopogon* (Новая Зеландия, острова Четем и Кемпбелл) и 3 вида рода *Phloiocaulon* (южная Австралия, южная Африка). И наконец, единственный представитель сем. *Cladostephaceae* — род *Cladostephus* — широко распространен в умеренных водах обоих полушарий: в северном полушарии — в Атлантическом океане у берегов Африки и Европы от Марокко и Канарских о-вов до п-ова Ютландия, в Средиземном море у берегов Европы и Алжира, у северного побережья Черного моря, на небольшом участке побережья Северной Америки (Лонг Айленд — мыс Код); в южном полушарии — у берегов Огненной Земли, Патагонии, Фолклендских о-вов, южной Австралии и Новой Зеландии. Из видов рода только *C. spongiosus* (Huds.) C. Ag. имеет широкое биполярное распространение. *C. hariotii* Sauvageau известен только у берегов Огненной Земли, а *C. setaceus* Suhr и *C. antarcticus* Kütz. — у берегов Фолклендских о-вов и Огненной Земли (последний также растет у берегов Патагонии).

Итак, в распространении *Sphacelariales* привлекают внимание 2 региона: европейский (особенно побережье Англии, Северного и Средиземного морей) и австралийско-новозеландский. По числу видов им уступают японский и атлантический североамериканский. В европейском регионе наиболее полно представлено относительно примитивное сем. *Sphacelariaceae*. В австралийско-новозеландском регионе распространены как примитивные, так и высокоорганизованные представители порядка. Оба региона являются центрами видового разнообразия, австралийско-новозеландский к тому же — центром родового разнообразия и более высокого эндемизма. Первый регион не имеет эндемичных родов; эндемиками второго являются большинство видов родов *Halopteris* (4 из 6), *Sphacelaria* (8 из 15) и род *Ptilopogon*. Именно здесь представлены 8 (включая *Discosporangium*) из 9 родов порядка *Sphacelariales*. Для берегов Японии (Японские о-ва, о-ва Рюкю) известны 9 видов рода *Sphacelaria*, из них 2 эндемика (Kitayama, 1994). Из других сфацеляриевых в этом регионе обитают 2 широко распространенных вида: *Halopteris filicina* и *Stypocaulon scoparium*. На шельфе Канады и США обитают 9 видов *Sphacelaria*. В целом *Sphacelariales* наиболее разнообразно по видовому и родовому составу представлен в умеренных (преимущественно теплоумеренных) водах Мирового океана.

Небольшие порядки *Durvillaeales* и *Ascoseirales* распространены в южном полушарии. Единственный представитель порядка *Ascoseirales* — *Ascoseira mirabilis* Skottsb. — растет на шельфе Антарктического п-ова и островов Южных Шетландских, Южных Оркнейских, Южной Георгии, Южных Сандвичевых. Порядок *Durvillaeales* включает 4 вида: *Durvillaea antarctica* (Chamisso) Hariot, *D. potatorum* (Labillardière) Areschoug, *D. williana* Lindauer, *D. chatamensis* Hay. Род распространен циркумполярно у берегов Новой Зеландии, южной Австралии (к югу от мыса Jaffa до Bermagiu, N. S. W.), Чили (к югу от 29° ю. ш.), Аргентины (Огненная Земля), Фолклендских о-вов и всех островов между субтропической и антарктической конвергенциями, исключая о-ва Хуан Фернандес, к югу от антарктической конвергенции на островах Херд и Макдоналд. Отсутствует на островах Буве, Южная Георгия и островах Шетландской дуги.

Порядок *Tilopteridales* единственный среди бурых водорослей, эндемичный в северной Атлантике. Ареал амфиатлантический холодноумеренный, включает побережья Северного Ледовитого океана. Южная граница распространения проходит у летней изотермы 18° (South, Tittley, 1986). Состоит из 3 родов: *Tilopteris*, *Haplospora* и *Phaeosiphoniella*. Последний известен у побережья Ньюфаундленда (Hooper et al., 1988; Kuhlenkamp, Hooper, 1995).

Итак, диктиотовые, фукусовые и сфацеляриевые наиболее разнообразно представлены в Индо-Вестпацифике, а там — на австралийском и новозеландском шельфе. Диктиотовые и фукусовые, особенно саргассовые, являются характерным элементом тропической бентосной флоры. Существенно отличаются от них в своем распространении представители подкласса *Ectocarpophycidae*. За исключением *Scytosiphonales*, они составляют другую экологическую группу организмов, бедно представленную в тропических водах, но разнообразную и широко распространенную в умеренных и холодных водах (рис. 1—3).

В тропических водах порядок *Chordariales* представлен 15—16 видами из родов *Cladosiphon*, *Myriogloea*, *Myriactula*, *Liebmannia*, *Levringia*, *Nemacystus*, *Stilophora*, *Ishige*, *Eudesme*. В умеренных широтах хордариевые распространены неравномерно; наибольшее число видов и родов сосредоточено в теплоумеренных водах на границе тропической и умеренной зон, в низкобореальной (нотальной) подзоне и бореально(нотально)-тропической интерзоне (по системе зон Перестенко, 1982). Современные центры родового и видового разнообразия хордариевых находятся у берегов Европы, Японских о-вов и южной Австралии. Европейский центр включает побережья Англии, Ирландии и Европы от западной Балтики, Норвегии (от Лофотенских о-вов на севере) до Франции на юге, т. е. располагается между северной границей бореально-тропической интерзоны и северной границей низкобореальной подзоны. Здесь обитают 39 видов из 22 родов. Максимальное число видов населяет побережья Англии и Франции (35 и 36 видов соответственно). Резкое уменьшение видового состава происходит у берегов северной Испании и к северу от Лофотенских о-вов. В западной Пацифике центр родового и видового разнообразия включает побережье северного Китая, острова Хоккайдо и Хонсю. Максимальное число видов хордариевых сосредоточено у северного побережья о-ва Хонсю (16—21 вид) и у тихоокеанского побережья о-ва Хоккайдо (16 видов). Всего здесь обитает около 40 видов из 21 рода (по списку T. Yoshida с соавт. (1995) — 56 видов, включая *Myrionemataceae*). Гораздо меньше их у побережий Северной Америки. На атлантическом побережье наибольшее число видов (7—12) сосредоточено от Лабрадора до Коннектикута и Лонг Айленда с максимальным их числом в Maritime Province of Canada, Массачусетсе и Коннектикуте с Лонг Айлендом. На тихоокеанском побережье больше всего хордариевых у северной границы низкобореальной подзоны в районе о-ва Ванкувер — 15 видов из 12 родов. В северном полушарии известны 35 родов. В южном полушарии хордариевые представлены беднее: здесь распространены 25 родов и более 60 видов (в северной Атлантике — 23 рода и 48 видов). Больше всего их у берегов южной Австралии (32 вида из 20 родов — меньше, чем у берегов Англии и Франции) и Новой Зеландии (18 видов из 12 родов). Австралийско-новозеландскому региону эндемичны виды биполярных родов *Elachista*, *Halothrix*, *Strepsithalia*, *Myriactula*, *Corynophloea*, *Leathesia*, *Myriogloea*, *Papenfussiella*, *Cladosiphon*, *Tinocladia*, *Chordaria*, *Polycerea*, *Nemacystus*, *Stilopsis*. Южноамериканский ареал имеет несколько видов *Elachista*, *Tinocladia*, *Eudesme*, *Myriogloea*, южноафриканский — виды *Levringia*, *Myriocladia*, *Myriogloea*, *Nemacystus*, *Stilophora*, *Papenfussiella*. Эндемичные виды преимущественно населяют южноавстралийско-новозеландский регион. Из аустральных родов *Caepidium* и *Chordariopsis* имеют широкие ареалы. Эндемичны Новой Зеландии род *Herpodiscus* и Австралии роды *Acrotrichium*, *Suringaria* и *Mesogloiopsis* (Womersley, 1987). Только в северном полушарии распространены *Microcoryne*?, *Kurogiella*, *Halonema*, *Saundersella*, *Sphaerotrichia*, *Monosiphon*, *Ishige*, *Acrothrix*, *Spermatochnus*. За исключением *Kurogiella* и *Monosiphon*, все они имеют широкие ареалы.

Таким образом, флора хордариевых разнообразнее (бóльшим числом видов и родов) представлена в северном полушарии, чем в южном. Эндемичные роды в северном полушарии составляют 25 %, а в южном — 16 % от числа родов в порядке.

К полюсам и тропикам число видов хордариевых резко сокращается. В северных морях России (Карском, Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском) обитают 5 видов из 4 родов (Виноградова, 1999), в тропиках — 15—16 видов из 8 (9) родов.

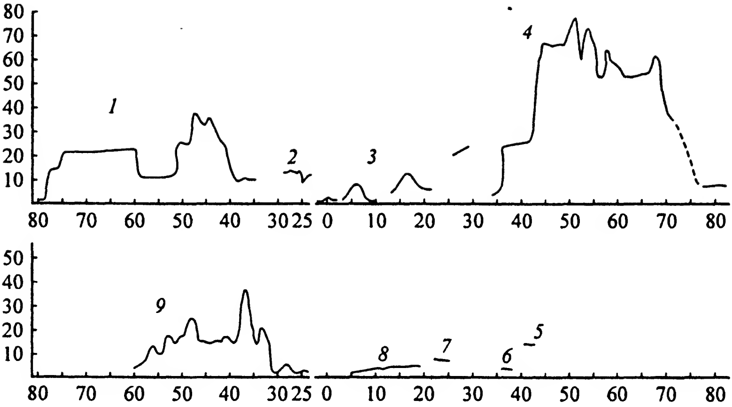

Рис. 1. Распределение видов *Ectocarpales* (включая сем. *Myrionemataceae*) по широте.

1 — северо-западная Атлантика; *2* — Мексиканский залив; *3* — западные берега Африки; *4* — северо-восточная Атлантика; *5—8* — северо-западная Пацифика: *5* — в заливе Петра Великого (Японское море), *6* — у о-ва Хонсю, *7* — у о-ва Тайвань, *8* — у Филиппинских о-вов; *9* — северо-восточная Пацифика. По оси абсцисс — географическая широта, ° с. ш.; по оси ординат — число видов. *1*, *4* — по: South, Tittley, 1986; *2* — по: Earle, 1969; *3* — по: Price et al., 1978; *5* — по: Перестенко, 1980; *6* — по: Suda, 1987; *7* — по: Lewis, Norris, 1987; *8* — по: Silva et al., 1987; *9* — по: Abbott, Hollenberg, 1976.

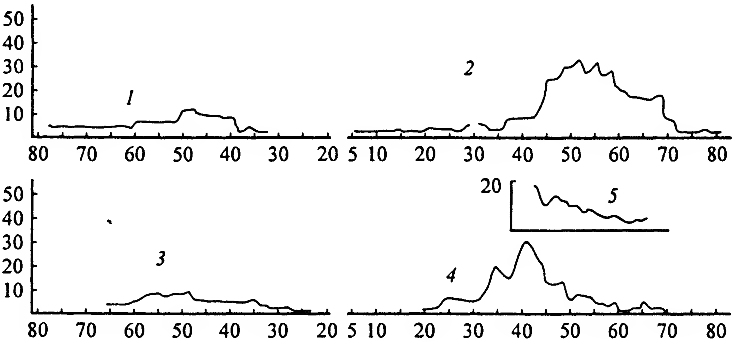

Рис. 2. Распределение видов *Chordariales* по широте.

1 — северо-западная Атлантика; *2* — северо-восточная Атлантика; *3* — северо-восточная Пацифика; *4*, *5* — северо-западная Пацифика (*4* — материковое побережье дальневосточных морей, *5* — острова). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. *1*, *2* — по: South, Tittley, 1986; *3* — по: Abbott, Hollenberg, 1976 и Scagel et al., 1989; *4*, *5* — по разным авторам и собственным данным.

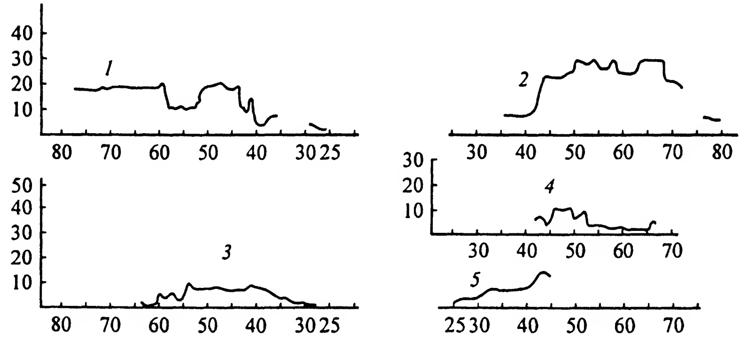

Рис. 3. Распределение видов *Dictyosiphonales* по широте.

1 — северо-западная Атлантика; *2* — северо-восточная Атлантика; *3* — северо-восточная Пацифика; *4*, *5* — северо-западная Пацифика: у берегов России (*4*) и Японии (*5*). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. *1*, *2* — по: Earle, 1969; South, Tittley, 1986; *3* — по: Abbott, Hollenberg, 1976; Scagel et al., 1989; Dawson, 1961; *4*, *5* — по разным авторам и собственным данным.

Диктиосифоновые (порядок *Dictyosiphonales*) холодноводнее хордариевых. В тропической зоне эта группа сомнительно представлена несколькими видами *Punctaria* и *Striaria*. Все таксономическое разнообразие диктиосифоновых сосредоточено в умеренных и холодных водах Мирового океана. Наиболее богата ими северная Атлантика. Число видов возрастает от южных широт к 35—36° с. ш. и резко увеличивается к северу от 40° с. ш. в районе Лонг-Айленда и у берегов Франции. Родовое и видовое разнообразие наблюдается в двух регионах: у побережья Европы от Франции до Норвегии, включая Ирландию, Англию, Шотландию, Шетландские о-ва и Исландию (между 44 и 65° с. ш.), и у побережья Канады на шельфе Новой Шотландии, о-ва Ньюфаундленд и юго-западной Гренландии (17 видов между 44 и 62° с. ш.). Заметное уменьшение в количестве видов происходит к северу по линии островов Фарерских, Ян-Майен, Медвежьего, Шпицберген, Гренландии, восточной арктической Канады, п-ова Лабрадор. Перепад в числе видов в сторону уменьшения наблюдается между Ньюфаундлендом (17 видов) и Лабрадором (11 видов), Новой Шотландией (17 видов) и заливом Мэн (8 видов), Норвегией (20 видов) и Шпицбергеном (7 видов), Францией (23 вида) и Испанией (12 видов). В северных морях России обитают 7 видов из 5 родов. От штата Виргиния до северной оконечности о-ва Ньюфаундленд (между 37 и 51° с. ш.) распространены 23 вида из 17 родов (South, Tittley, 1986). В Мексиканском заливе обитают 5 видов диктиосифоновых (Earle, 1969), а на огромном пространстве от Северной Каролины до южной Бразилии (между 37° с. ш. и 27° ю. ш.) — всего 9 видов из 7 родов (Wynne, 1986). У берегов Европы обитают 35 видов из 19 родов (South, Tittley, 1986). Всего в северной Атлантике известны 44 вида из 23 родов (South, Tittley, 1986). Наиболее дифференцированы роды *Stictyosiphon*, *Asperococcus*, *Litosiphon*, *Punctaria*, *Dictyosiphon*, насчитывающие по 4—5 видов. Остальные роды представлены 1—2 видами. Североатлантические ареалы имеют роды *Leblondiella*, *Desmotrichum*, *Isthmoplea*, *Phloeospora*, *Platysiphon*, *Buffamia*. Широко в северном полушарии распространены *Delamarea*, *Coilodesme*. В северной Пацифике наибольшее число видов сосредоточено на шельфе Хоккайдо, Сахалина, материкового побережья Японского моря (42—52° с. ш., низкобореальная подзона) и на шельфе Северной Америки между заливом Монтерей и штатом Аляска (36—54° с. ш., от северной границы бореально-тропической интерзоны до северной границы бореальной интерзоны). У берегов Японии обитают 28 видов из 14 родов (Yoshida et al., 1995), в дальневосточных морях России — 14 видов из 8 родов. Всего в северной Пацифике обитают 46 видов из 16 родов. Эндемичны 4 рода: *Akkeshiphycus*, *Stschapovia* (Азия), *Halorhiphis*, *Phaeostrophion* (Америка). Сравнение этих цифр указывает на бóльшую самобытность атлантической флоры диктиосифоновых. В южном полушарии за пределами тропической зоны, в антарктической и нотальной зонах, диктиосифоновых мало — 18 видов из 12 родов. Следует особо отметить, что, за исключением 2 аустральных видов (эндемика южной Австралии *Giraudia robusta* Skinner et Womersley и *Dictyosiphon hirsutus* (Skottsb.) Pedersen, распространенного у Фолклендских о-вов и на юге Чили и Аргентины), роды и виды с широким биполярным ареалом в южном полушарии преимущественно распространены в нотально-тропической интерзоне в теплоумеренных водах, некоторые из них — у южной границы нотальной зоны. Это *Myriotrichia adriatica* Hauck, *M. clavaeformis* Harvey, *Giraudia sphacelarioides* Derbès et Solier, *Striaria attenuata* Grev., *Stictyosiphon soriferus* (Reinke) Rosenv., *Punctaria latifolia* Grev., *P. plantaginea* (Roth) Grev., *Asperococcus bullosus* Lam., *A. fistulosus* (Huds.) Hooker, *A. compressus* Griffits ex Hooker. *Trachynema groenlandicum* (Lund) Pedersen обнаружен у берегов Южной Америки между 49 и 56° ю. ш. 4 аустральных эндемичных рода и 5 видов (*Corycus lanceolatus* (Kütz.) Skottsb., *Utriculidium durvillei* (Bory) Skottsb., *Adenocystis utricularis* (Bory) Skottsb., *Cladothele decaisnei* Hook. et Harv., *C. striarioides* (Skottsb.) Zinova) включают в свой ареал оконечность Южной Америки, острова Фолклендские и Южная Георгия, а также Южные Шетландские, Кергелен, Кемпбелл, Крозе (*Utriculidium durvillei*, *Adenocystis utricularis*), Антарктический п-ов, Новую Зеландию, острова Окленд, Маккуори, Кергелен (*A. utricularis*) и южное побережье

Тасмании (*A. utricularis*). Недавно описанный монотипический род *Flabellonema*, составляющий с родом *Giraudia* сем. *Giraudiaceae*, обитает у побережья южной Австралии (Skinner, Womersley, 1984). В распространении биполярных и аустральных родов есть различие: биполярные виды, за исключением *Trachynema groenlandicum* и *Punctaria plantaginea*, обитают в австралийско-новозеландском регионе (*Asperococcus compressus* также у берегов южной Африки). Из них только *Striaria attenuata* найден также в более холодноводном южноамериканском регионе у о-ва Чилоэ (Peters, 1991), а из аустральных родов только *Adenocystis utricularis* растет у берегов Новой Зеландии.

Родоначальный для хордариевых и диктиосифоновых порядок *Ectocarpales* более широко, чем они, распространен в тропической зоне. Здесь обитают виды родов *Ectocarpus*, *Feldmannia*, *Hincksia*, *Kuetzingiella*, *Streblonema*, *Pylaiella*, *Zosterocarpus*, *Myrionema*, *Hecatonema* и некоторые другие. Наибольшим числом видов представлены *Feldmannia*, *Hincksia* и *Ectocarpus*, остальные — 1 (3) видами. В тропической зоне Индийского океана обитает 41 вид из 11 родов (Silva et al., 1996) без учета видов *Ectocarpus*, известных только по литературе XIX в. Восточные побережья океана богаче западных в основном за счет видов *Feldmannia*, *Hincksia* и *Hamelella*. В тропических и субтропических водах западной Атлантики от Северной Каролины до южной границы Бразилии обитают 42 вида из 16 родов (Wynne, 1998). На тропическом шельфе Африки от Сенегала до Анголы включительно обитают всего 8 видов из 5 родов (Price et al., 1978), и все они исключительно широко распространены в тропической зоне. Это *Hincksia breviarticulata* (J. Ag.) Silva, *H. sandriana* (Zanard.) Silva, *H. mitchelliae* (Harv.) Silva, *H. rallsiae* (Vickers) Silva, *Feldmannia indica* (Sonder) Womersley et Bailey, *Kuetzingiella elachistaeformis* (Heydrich) Balakrishnan et Kinkar, *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm. (восьмой вид — *Hecatonema* sp.). Западная Пацифика также не отличается богатством эктокарповых. В этом регионе известны виды *Feldmannia*, *Hincksia*, *Kuetzingiella*, *Streblonema*, *Pylaiella*, *Ectocarpus*, *Myrionema*, *Hecatonema* — всего около 20 видов. Из них 6 видов имеют широкие пантропические ареалы и 4 вида — индо-западнопацифические ареалы. В тропической восточной Пацифике обитают широко распространенные виды: *Hincksia breviarticulata*, *H. mitchelliae*, *Feldmannia indica*, *F. irregularis*, а также *Zosterocarpus abyssicolus* Taylor (Галапагосские о-ва), *Streblonema cokeri* Howe, *S. radians* Howe (Перу). Всего в тропической зоне известны около 80 видов из 21 рода.

Однако, если дать распространение эктокарповых графически, отложив по оси абсцисс градусы широт, а по оси ординат число видов, то на графике мы увидим кривую, дающую резкие пики в северной Атлантике между 40 и 68° с. ш. Кривая резко снижается к Шпицбергену и в низких широтах, т. е. в тропической зоне (рис. 1). Видовое и родовое разнообразие наблюдается в акватории от южной Испании и Португалии до Фарерских о-вов на севере, по побережьям северной Испании, Франции, южной части Северного моря, западной Балтики, Норвегии, Ирландии, Англии, Шотландии, Шетландских и Фарерских островов. Максимальное число видов обитает у берегов Франции (62), Англии (59), южной Норвегии (51); меньше видов у западной Швеции и Дании (45), у берегов Ирландии (44), северной Испании (35), южной части Северного моря (38), Шотландии (35) и северной Норвегии (33). Число видов эктокарповых уменьшается от Исландии, Шетландских и Фарерских островов к Шпицбергену в 3.5—4.0 раза, от о-ва Ньюфаундленд к Лабрадору в 2 раза и от Массачусетса к Нью-Джерси в 4 раза. Наибольшее число видов у побережья Америки обитает на шельфе Maritime Province (33). Всего в северной Атлантике известны около 100 видов из 31 рода. Из них биполярные роды составляют 50 % (South, Tittley, 1986). В северной Пацифике у берегов Америки обитают больше 50 видов. Максимальное их количество сосредоточено между 33 и 49° с. ш. (рис. 1), т. е. между южной границей бореальной зоны и северной границей низкобореальной подзоны, а затем кривая, изображающая уменьшение количества видов по градусам широты, без подъемов снижается к северу от 57 к 60° с. ш. (район Якатага). Эндемичных родов нет. Эндемичные виды составляют 74 % от общего числа видов в регионе. Оценка распространения эктокарповых в западной Пацифике усложняется тем, что большое число видов описано Noda, либо Noda с соавторами с япономорского побережья о-ва Хонсю в пределах провинции Echigo. Правомерность описания такого числа видов (39 — половина от числа известных у побережья Японских о-вов и Кореи) вызывает сомнение, поскольку эктокарповым свойствен большой полиморфизм и именно эта группа, согласно Noda, дает небывало большое число видов на 37—38° с. ш.

В южном полушарии в умеренных и теплоумеренных водах обитает около 60—70 видов порядка *Ectocarpales* из 18 родов: *Kuckuckia*, *Ectocarpus*, *Zosterocarpus*, *Sorocarpus*, *Pylaiella*, *Spongonema*, *Feldmannia*, *Geminocarpus*, *Acinetospora*, *Hincksia*, *Kuetzingiella*, *Laminariocolax*, *Streblonema*, *Gononema*, *Hecatonema*, *Miryonema*, *Compsonema*, *Herponema*. Из них наибольшим числом видов представлены роды *Hincksia*, *Feldmannia*, *Ectocarpus*, *Myrionema*. За исключением *Geminocarpus*, все имеют биполярные ареалы. Виды-эндемики обитают на шельфе Новой Зеландии, южной Австралии, южной оконечности Америки (Патагония, Огненная Земля) и прилежащих островов (Южной Георгии, Фолклендских). Биполярные виды составляют 65 % эктокарповых, распространенных в умеренных водах южного полушария, 78 % эктокарповых южной Австралии, 36 % эктокарповых Новой Зеландии, 38 % эктокарповых Южной Америки и близлежащих островов. При этом все австралийские биполярные виды включают в свой ареал северную Атлантику, 40 % их распространены также в северной Пацифике и 21 % — в тропической зоне. 56 % южноамериканских биполярных видов распространены в северной Атлантике, 25 % — в северной Пацифике и 19 % — в тропиках. Новозеландские биполярные виды распространены и в северной Пацифике, и в северной Атлантике. Южноамериканский эндемизм обусловлен видами *Myrionema*, *Ectocarpus*, *Gononema*, *Streblonema*, *Geminocarpus*, описанными C. Skottsberg (1907, 1921), новозеландский эндемизм — видами *Ectocarpus*, *Hecatonema*, *Herponema*.

Из сказанного следует, что эктокарповые разнообразнее всего представлены в северном полушарии, а там — в северной Атлантике у берегов Европы (напомним, что у побережья Франции и Англии обитает почти столько же видов, сколько в теплоумеренных и умеренных водах южного полушария). Самые высокие показатели эндемизма также в северной Атлантике.

Анализ распространения бурых водорослей в Мировом океане подтверждает, за некоторым исключением, закономерное их разделение на 2 группы, выявленное нами сравнительным анализом морфологии, включая ранние этапы онтогенеза (Перестенко, 1972). Одну из них составляют *Dictyotales*, *Fucales*, *Sphacelariales*, которые широко распространены в Мировом океане, но имеют таксономическое разнообразие и наиболее отчетливо выраженные признаки эволюции в южном полушарии, в австралийско-новозеландском регионе. И лишь небольшой порядок *Tilopteridales* распространен в северной Атлантике. Как уже говорилось, все они образуют эмбриональную нодулу (не противоречит этому утверждению прорастание тилоптериевых одноклеточной эмбриоспорой, так как у них наблюдается также прорастание с образованием простой, в несколько делений, нодулы — пример того, как в онтогенезе происходит выпадение стадий развития, в данном случае выпадение стадии паренхимной нодулы). К этой линии были отнесены аустральные порядки *Ascoseirales* и *Durvillaeales*, которые, очевидно, происходят от другой предковой формы.

Другую группу составляют умеренноводные порядки *Chordariales*, *Dictyosiphonales*, *Laminariales*, *Sporochnales*, *Desmarestiales* и широко распространенный в Мировом океане порядок *Ectocarpales*. Первые два таксономически разнообразнее в северном полушарии, как и родоначальный для них порядок *Ectocarpales*. Происхождение *Laminariales* в северной Пацифике очевидно. Но только небольшие порядки *Sporochnales* и *Desmarestiales*, судя по очагам видового и родового разнообразия, произошли в южном полушарии. Паренхимная нодула в этой филогенетической линии неизвестна.

Мировой опыт изучения морских бентосных многоклеточных водорослей показал, что в целом бурые водоросли, за исключением порядка *Dictyotales*, наибольшее таксономическое разнообразие, биоценотическое доминирование и наиболее выраженные признаки эволюции проявляют в умеренных водах Мирового океана.

В своей эволюции часть бурых водорослей связана с южным континентом, а часть такой зависимости не обнаруживает. Эта пространственная дифференциация *Phaeophyta*, как и филогенетическая разобщенность порядков южной группы, может быть увязана с основными моментами в истории кайнозоя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России // Новости сист. низш. раст. 1999. Т. 33. С. 14—24.

Перестенко Л. П. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 7. С. 750—764.

Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.

Перестенко Л. П. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. М., 1982. С. 99—114.

Abbott I. A., Hollenberg G. L. Marine algae of California. Stanford, 1976. 827 p.

Allender B. M. Dictyotopsis propagulifera (*Phaeophyta*) — an algal enigma // Phycologia. 1980. Vol. 19. N 3. P. 234—236.

Clayton M. N. Evolution of the *Phaeophyta* with particular reference to the *Fucales* // Progress in phycological research / Ed. by F. E. Round, D. J. Chapman. Bristol, 1984. Vol. 3. P. 11—46.

Clayton M. N. Phylum *Phaeophyta* // Handbook of Protoctista / Ed. by G. Margulis, J. O. Corliss, M. Melkonian, D. J. Chapman. Boston, 1990. P. 698—710.

Dawson E. Y. A guide to the literature and distribution of pacific benthic algae from Alaska to the Galapagos Islands // Pacific Science. 1961. Vol. 15. N 3. P. 370—461.

Earle S. A. Phaeophyta of the eastern Gulf of Mexico // Phycologia. 1969. Vol. 7. N 2. P. 71—254.

Henry E. C. The life history of *Onslowia endophytica* (*Sphacelariales*, *Phaeophyceae*) in culture // Phycologia. 1987a. Vol. 26. N 2. P. 175—181.

Henry E. C. Morphology and life histories of *Onslowia bahamensis* sp. nov. and *Verosphacella ebrachia* gen. et sp. nov., with a reassessment of the *Choristocarpaceae* (*Sphacelariales*, *Phaeophyceae*) // Phycologia. 1987b. Vol. 26. N 2. P. 182—191.

Hoek C. van den, Mann D. G., Jahns H. M. Algae. An introduction to phycology. Cambridge, 1995. 623 p.

Hooper R. G., Henry E. C., Kuhlenkamp R. Phaeosiphoniella cryophylla gen. et sp. nov., a third number of the *Tilopteridales* (*Phaeophyceae*) // Phycologia. 1988. Vol. 27. N 3. P. 395—404.

Khotimchenko S. V., Klochkova N. G., Vaskovsky V. E. Polar lipids of marine macrophytic algae as chemotaxonomic // Biochemical Systematics and Ecology. 1990. Vol. 18. N 2/3. P. 93—101.

Kitayama T. A taxonomic study of the Japanese *Sphacelaria* (*Sphacelariales*, *Phaeophyceae*) // Bull. Nation Sci. Mus. Tokyo. Ser. B (Botany). 1994. Vol. 20. N 2-3. P. 137—141.

Kuhlenkamp R., Hooper R. G. New observations on the *Tilopteridaceae* (*Phaeophyceae*). I. Field studies of *Haplospora* and *Phaeosiphoniella*, with implications for survival perennation and dispersal // Phycologia. 1995. Vol. 34. N 3. P. 229—239.

Kylin H. Über die Entwicklungeschichte der Phaeophyceen // Lunds Univ. Årsskr. N. F. 1933. Avd. 2. Bd 29. N 7. S. 21—101.

Lewis J. A. Checklist and bibliography of benthic marine macroalgae from northern Australia. II. *Phaeophyta*. Report MRL-R-962, Materials Research Laboratories. Melbourne, 1985.

Lewis J. I., Norris J. N. A history and annotated account of the benthic marine algae of Taiwan // Smithsonian Contr. Marine Sci. 1987. N 29. P. 1—38.

Lim B.-L., Kawai H., Hori H., Osawa S. Molecular evolution of 5S ribosomal RNA from red and brown algae // Jap. J. Genet. 1986. Vol. 61. P. 169—176.

Nakamura Y. A proposal on the classification of the *Phaeophyta* // Contributions to the systematics of benthic marine algae of the North Pacific / Ed. by I. A. Abbott, M. Kurogi. Kobe, 1972. P. 147—155.

Papenfuss G. F. Problems in the classification of the marine algae // Sv. Bot. Tidskr. 1951. Bd 45. H 1. P. 1—11.

Peters A. F. Primer registro de *Striaria attenuata* (*Phaeophyceae*, *Dictyosiphonales*) en Sudamerica y su ciclo de vida en cultivos de laboratorio // Revista Chilena de Historia Natural. 1991. Vol. 64. P. 261—269.

Phillips J. A., Clayton M. N. Flagellate spores in *Homoeostrichus olsenii* Womersley (*Dictyotales*, *Phaeophyceae*): the largest known motile reproductive cells of marine macroalgae // Phycologia. 1994. Vol. 33, N 6. P. 415—419.

Phillips J. A., King R. J., Tanaka J., Mostaert A. Stoechospermum (*Dictyotales*, *Phaeophyceae*): a poorly known algal genus newly recorded in Australia // Phycologia. 1993. Vol. 32. N 5. P. 395—398.

Phillips J. A., Price I. R. A catalogue of *Phaeophyta* (brown algae) from Queensland, Australia // Austral. Syst. Bot. 1997. Vol. 10. N 5. P. 683—721.

Price J. N., John D. M., Lawson G. W. Seaweeds of the western coast of tropical Africa and adjacent islands: a critical assessment. II. *Phaeophyta* // Bul. British Mus. Nat. Hist. Bot. Ser. 1978. Vol. 6. N 2. 182 p.

Prud"homme van Reine W. F. Geographic distribution of European *Sphacelaria*-species in the world (*Phaeophyceae*, *Sphacelariales*) // Soc. Phycol. de France. 1974. Bul. N 19. P. 171—177.

Ramires M. E., Santelices B. Catalogo de las algas marinas bentonicas de la costa temperada del Pacifico de Sudamerica // Monografias Biologicas N 5. Santiago, 1991. 437 p.

Scagel R. F. The *Phaeophyceae* in perspective // Oceanography and Marine Biology Annual Review. 4. 1966. P. 123—194.

Scagel R. F., Gabrielson P. W., Garbary D. J. et al. A Synopsis of the benthic marine *Algae* of British Columbia, Southeast Alaska, Washington and Oregon // Phycol. Contrib. 1989. N 3. 532 p.

Searles R. B., Leister G. L. North Carolina marine algae. IX. *Onslowia endophytica* gen. et sp. nov. (*Phaeophyta*, *Sphacelariales*) and notes on other new records for North Carolina // J. Phycol. 1980. Vol. 16. N 1. P. 35—40.

Silva P. C., Basson P. W., Moe R. L. Catalogue of the benthic marine *Algae* of the Indian Ocean // Univ. California Publ. in Bot. 1996. Vol. 79. 1259 p.

Silva P. C., Menez E. G., Moe R. L. Catalogue of the benthic marine *Algae* of the Philippines // Smithsonian Contr. Marine Sci. 1987. N 27. P. 1—179.

Skinner S., Womersley H. B. S. Southern Australian taxa of *Giraudiaceae* (*Dictyosiphonales*, *Phaeophyta*) // Phycologia. 1984. Vol. 23. N 2. P. 161—181.

Skottsberg C. Zur Kenntnis des Subantarktischen und Antarktischen Meeresalgen. I. Phaeophyceen. Stockholm, 1907. 172 s.

Skottsberg C. Botanische Ergebnisse der Schwedischen Expedition nach Patagonien und dem Feuerlande 1907—1909 // Kungl. Sv. Vetensk. Handl. 1921. Bd 61. N 11. 55 s.

Smith G. M. Cryptogamic Botany. V. I — Algae and Fungi. New York; London, 1938. 545 p.

South G. R., Tittley I. A checklist and distributional index of the benthic marine Algae of the North Atlantic Ocean // Huntsman Marine Laboratory and British Museum (Natural History). St. Andrews; London, 1986. 76 p.

Suda M. Marine algae from the Coast of Iwaki Sity, Fukushima Prefecture // Jap. J. Phycol. 1987. Vol. 35. N 1. P. 22—33.

Tan I. H., Druehl L. D. A ribosomal DNA phylogeny supports the close evolutionary relationships among the *Sporochnales*, *Desmarestiales*, and *Laminariales* (*Phaeophyceae*) // J. Phycol. 1996. Vol. 32. N 1. P. 112—118.

Womersley H. B. S. The marine benthic flora of Southern Australia. Pt II. Adelaide, 1987. 484 p.

Wynne M. J. Phaeophyta: morphology and classification // The Biology of Seaweeds / Ed. by C. S. Lobban, M. J. Wynne. Oxford, 1981. P. 52—85.

Wynne M. J. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical Western Atlantic: first revision // Nova Hedwigia. 1998. B. 116. 155 p.

Wynne M. J., Loiseaux S. Recent advances in life history studies of the *Phaeophyta* // Phycologia. 1976. Vol. 15. N 3-4. P. 435—452.

Yoshida T., Yoshinaga K., Nakajima Y. Check list of marine algae of Japan (revised in 1995) // Jap. J. Phycol. 1995. Vol. 43. P. 115—171.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 IV 1999

SUMMARY

Review of the brown algae distribution confirms with some exception their division into two taxonomic groups at the class level. One group consists of orders *Sphacelariales*, *Dictyotales*, *Fucales* with parenchymatous embryonic nodule. They are widely distributed in the World Ocean include evolutionary more advanced taxa and show wide taxonomic variability in the Australian region. The other group includes orders *Chordariales*, *Dictyosiphonales*, *Laminariales*, *Sporochnales*, *Desmarestiales* which are mainly distributed in temperate latitudes. The first three of them show the most taxonomic variability in the Northern Hemisphere. The *Laminariales* originated in the North Pacific. The fairly small orders *Sporochnales* and *Desmarestiales* originated in the Southern Hemisphere. Parenchymatous nodule is not known in this group.

УДК 581.47/.48 : 582.572.232

© Г. Г. Оганезова

СТРУКТУРА ПЛОДА И СЕМЕНИ НЕКОТОРЫХ СПАРЖЕВЫХ (*ASPARAGACEAE* S. L.) В СВЯЗИ С ОБЪЕМОМ И ФИЛОГЕНИЕЙ СЕМЕЙСТВА

G. H. OGANEZOVA. FRUIT AND SEED STRUCTURE OF SOME *ASPARAGACEAE* S. L. IN CONNECTION WITH THE VOLUME AND PHYLOGENY OF THE FAMILY

Предложен вариант решения вопроса о составе сем. *Asparagaceae* по результатам сравнения структуры плодов и семян спаржевых с таковыми у некоторых родственных таксонов. Изученные роды выделились в 8 структурных групп: 1) *Asparagus* s. l.; 2) *Ruscus*, *Danaë*, *Semele*; 3) *Aspidistra*; 4) *Disporum*; 5) *Convallaria*, *Polygonatum*, *Smilacina* и, возможно, *Maianthemum*; 6) *Streptopus*, *Reineckea*; 7) *Ophiopogon*, *Liriope*, *Peliosanthes*, *Neolouria*; 8) *Eustrephus*, *Geitonoplesium*. Данные эмбриологии, кариологии, морфологии этих родов несколько противоречат друг другу, что дает основание для составления нескольких вариантов их системы. Наличие общих морфогенетических тенденций, параллелей в экологической специализации у изученных родов с родами пор. *Asparagales* sensu Oganezova (1989) и противоречивость данных, на основании которых часть из них выделяют в самостоятельные семейства (*Asparagaceae*, *Ruscaceae* и др.) или переносят их в другие группы родства, дают основание для сохранения их в единой группе — в составе сем. *Asparagaceae* s. l. Выделение близкородственного сем. *Luzuriagaceae* подтверждается.

Ключевые слова: *Asparagaceae* s. l., объем, филогения.

Родство спаржевых или подсем. *Asparagoideae* сем. *Liliaceae* sensu Engleri (Engler, Prantl, 1888) за прошедшее столетие неоднократно подвергалось ревизии. Спаржевые выделяли в отдельный от собственно лилейных таксон еще J. Lindley (1853) и J. G. Baker (1875). Однако состав этой группы (наряду со спаржевыми в их современном понимании в нее включали роды *Dianella*, *Tovaria*, *Dracaena*, *Sansevieria*, *Gillesia*, (Baker, 1875)) не выдерживал критики, и, возможно, потому интерпретация спаржевых, предложенная A. Engler (Engler, Prantl, 1888), по которой в состав подсемейства включены трибы *Asparagaea*, *Polygonataea*, *Convallarieae*, *Parideae*, получила широкое признание.

J. Hutchinson (1934, 1973) выделил в самостоятельные семейства *Ruscaceae* и *Trilliaceae*, сохранив остальные в составе лилейных. H. Huber (1969) разделил подсем. *Asparagoideae* sensu Engl. на отдельные семейства. Кроме семейств *Ruscaceae* и *Trilliaceae* им признаны самостоятельными семейства *Asparagaceae* (*Asparagus* s. l.) и *Convallariaceae* (*Polygonatum*, *Convallaria*, *Streptopus*, *Aspidistra*, *Ophiopogon* и др.). Родство рода *Luzuriaga* также выделено в отдельное семейство. Эти семейства вместе с некоторыми другими отнесены Huber (1969) в пор. *Asparagales* и только сем. *Trilliaceae* включено им в пор. *Roxburghiales* — промежуточный между группами родства[1] колхикоидных, аспарагоидных и диоскорейных в понимании автора. R. Dahlgren с соавт. (Dahlgren, Clifford, 1982; Dahlgren et al., 1985) сходным образом решают этот вопрос, но ими пор. *Roxburghiales* не признается, а сем. *Roxburghiaceae* sensu Huber (1969) под названием сем. *Stemonaceae* вместе с триллиевыми и некоторыми другими семействами отнесены ими к пор. *Dioscoreales*. А. Л. Тахтаджян (1987) решает этот вопрос таким же образом, тогда как R. Thorne (1992) включает сем. *Trilliaceae* в пор. *Liliales* наряду с ирисовыми, мелантиевыми и некоторыми другими семействами. Спаржевые, подобно многим современным авторам, он признает в качестве одного из семейств пор. *Asparagales*. В своей последней работе (Takhtajan, 1997) из состава сем. *Convallariaceae* он выделяет самостоятельное сем. *Ophiopogonaceae*.

---

[1] Выражение Huber.

Подытоживая краткий обзор современного состояния вопроса, можно сказать, что основной проблемой собственно спаржевых (сем. *Asparagaceae*) остается объем этой группы. Вторая проблема, обсуждаемая в связи со спаржевыми — их филогенетические связи. Необходимость выделения пор. *Asparagales* практически никем не оспаривается, но его состав в понимании разных авторов сильно варьирует. Huber (1969) включает в этот порядок, кроме собственно спаржевых в понимании Энглера, также семейства *Ripogonaceae*, *Smilacaceae*, *Philesiaceae*, *Petermanniaceae*, *Nolinaceae*, *Herreriaceae*. Dahlgren с соавт. (1985) расширяют этот список, включая в него также семейства *Dracaenaceae*, *Asteliaceae*, *Hanguanaceae*, *Dasypogonaceae*, *Calestasiaceae*, *Blandfordiaceae*, *Xanthorrhoeaceae*, *Agavaceae*, *Hypoxidaceae*, *Tecophilaeaceae*, *Cyanastraceae*, *Eriospermaceae*, *Ixioliriaceae*, *Phormiaceae*, *Doryanthaceae*, *Hemerocallidaceae*, *Asphodelaceae*, *Anthericaceae*, *Aphyllanthaceae*, *Funkiaceae*, *Hyacinthaceae*, *Alliaceae*, *Amaryllidaceae*. Тахтаджян (1987) ограничивал пор. *Asparagales* собственно спаржевыми и семействами *Dracaenaceae*, *Nolinaceae*, *Herreriaceae*, *Asteliaceae*, *Hanguanaceae*; в последней работе (Takhtajan, 1997) он включает в порядок также семейства *Doryanthaceae*, *Asphodelaceae*, *Aloeaceae*, *Anthericaceae* и др.

В моем представлении в пор. *Asparagales* входят семейства *Asparagaceae* s. l., *Luzuriagaceae*, *Dracaenaceae* s. l., *Hypoxidaceae*, *Phormiaceae*, *Blandfordiaceae*, *Smilacaceae*. Сем. *Trilliaceae*, возможно, образует отдельную группу (Оганезова, 1989; Oganezova, 1998). Но мною не изучались представители семейств *Hanguanaceae*, *Ripogonaceae*, *Petermanniaceae*, *Cyanastraceae*.

В понимании Thorne (1992) объем порядка *Asparagales* сходен с таковым у Dahlgren с соавт. (1985). Дискуссия по этим вопросам, развернувшаяся на 2-й конференции по однодольным в Сиднее (Monocots II, 1998), особых изменений в вышеописанную ситуацию не внесла.

Таким образом, спор относительно объема пор. *Asparagales* идет главным образом вокруг примерно одних и тех же таксонов, которые, по мнению большинства современных авторов, связаны со спаржевыми.

Пор. *Liliales* s. l. в современной литературе обычно рассматривается с включением сем. *Iridaceae*. Но есть исключения. В. С. Чупов (1994) выделяет ирисовые в пор. *Iridales*, который вместе с пор. *Asparagales* и некоторыми другими объединяет в надпорядок *Asparaganae*.

Мною изучалась структура семени представителей многих из вышеперечисленных семейств (почти все данные опубликованы), что позволяет сравнить их и ввести некоторые новые факты и аргументы в обсуждаемую проблему. Настоящая публикация посвящена только сем. *Asparagaceae* s. l. — объему семейства, таксономическому рангу некоторых близких групп, иногда включаемых в его состав.

Ранее мною публиковались данные по структуре семени родов *Asparagus*, *Ruscus*, *Danaë*, *Convallaria*, *Polygonatum*, *Maianthemum* (Оганезова, 1981). В настоящей работе данные по структуре вышеперечисленных родов сравниваются с таковыми у родов *Protoasparagus* Ober., *Myrsiphyllum* Willd., *Semele* Kunth, *Aspidistra* Ker-Gawl., *Rohdea* Roth., *Disporum* Salisb., *Smilacina* Desf., *Streptopus* Rich., *Reineckea* Kunth, *Clintonia* Rafin., *Liriope* Lour., *Ophiopogon* Ker-Gawl., *Eustrephus* K. Br., *Geitonoplesium* A. Cunn., *Peliosanthes* Andrews, *Neolouria* L. Rodrig.

Таким образом в сравнительный анализ структуры плода и семени включены почти все роды, которые в современной литературе обсуждаются в связи с объемом собственно спаржевых.

Известно, что для представителей семейства характерно развитие двупокровных, анатропных, крассинуцеллятных семязачатков с обтураторами. Микропиле формируется внутренним интегументом. Семязачатки по ориентации в завязи эпитропные или варьируют от плевротропных до гипотропных. Семенная кожура обычно сформирована производными обоих интегументов. У некоторых родов основную функцию выполняет наружный интегумент (*Asparagus*), у других оба интегумента хорошо развиты и функционируют в зрелом семени (*Clintonia*, *Streptopus*), для третьей группы характерно преимущественное развитие внутреннего интегумента, наружный же в зрелом семени отслаивается вместе с плодовой оболочкой (*Ruscus*, *Danaë*, *Semele*, *Aspidistra*). Эндосперм многослойный, составлен клетками с пористыми утолщенными стенками. Кроме резервной гемицеллюлозы запасные вещества представлены белками и липидами (Brandza, 1891; Robbins, Borthiwick, 1925; Krause, 1930; Stenar, 1934; Eunus, 1950; Huber, 1969; Bjornstad, 1970; Pahuya, Kumar, 1970; Mahabale, Inamdar, 1975; Utech, Kawano, 1976a, b; Rao, Kaur, 1979; Оганезова, 1981; Поддубная-Арнольди, 1982; Комар, 1985; Сатарова, 1985).

В работе использована обычная методика сравнительно-анатомических исследований структуры плода и семени. Данные о происхождении материала приводятся в тексте (этикетки, названия ботанических садов, откуда взят живой материал, делектусы; полные названия последних приводятся только при их первом цитировании; в остальных случаях указывается только год издания).

Результаты

Protoasparagus. Род восстановлен A. Obermeyer (1983) на основании ряда морфологических признаков (двуполые цветки, 10—12 семязачатков в каждом гнезде завязи, шаровидные семена). Насчитывает примерно 70 (100) видов (Obermeyer, 1983; Dahlgren et al., 1985), распространенных[2] в Южной (50 видов) и Северной Африке и в Азии. Изучены: *P. plumosus* (Bak.) Ober. (=*Asparagus plumosus* Bak.), *P. densiflorus* (Kunth) Oberm. (=*Asparagopsis densiflora* Kunth) — коллекционная оранжерея бот. сада Ин-та ботаники НАН РА, Ереван (кол. ор., Ереван).

Завязь 3-гнездная, в каждом гнезде по 6 семязачатков, вызревает от 1 до 3 семян в плоде, остальные элиминируют. Специфические признаки в структуре завязи и плода не отмечены, есть септальные нектарники, идиобласты с рафидами. Зрелый плод — несочное, беловатое, полупрозрачное образование, структурно близкое к невскрывающейся коробочке (*P. plumosus*) или со сходной структурой, но краснеющее (*P. densiflorum*). Как и у рода *Asparagus* s. str. семязачатки анатропные, 2-интегументальные, с развитым обтуратором. Нуцеллус в микропиллярной и париетальной частях 2—3-слойный, в халазальной — более мощный. Наружный интегумент составлен прямоугольными или почти изодиаметрическими клетками наружной эпидермы, 2 слоями округлых клеток основной эпидермы и несколько более мелкими клетками внутренней эпидермы; внутренний интегумент состоит из 2 слоев клеток, слегка тангентально вытянутых, с примыкающими к ним остатками нуцеллуса.

Процесс созревания протекает так же, как в роде *Asparagus*: резко разрастаются (главным образом в радиальном направлении) клетки наружной эпидермы наружного интегумента, в них формируется вторичное утолщение наружной клеточной стенки; клетки остальных слоев интегументов увеличиваются главным образом в тангентальном направлении; клетки нуцеллуса также значительно разрастаются. Несколько позже начинается деление клеток в наружном интегументе, число их слоев достигает 7—8, внутренний интегумент частично сдавливается. К моменту формирования эндосперма нуцеллус еще сохраняет клеточную структуру.

В дозревающем семени меланины накапливаются вначале в утолщениях клеточных стенок экзотесты, затем в ее клеточных полостях.

Зрелые семена шаровидные, черные. У *P. densiflorum* они покрыты сплошной прозрачной пленкой, способной набухать в воде.[3] Единственное вызревающее в плоде семя (остальные семязачатки элиминируют) по мере вызревания начинает соприкасаться с выстилающей эпидермой стенки завязи, которая составлена прямоугольными клетками с незначительно утолщенными и пористыми стенками. При попытке отделить оболочку плода от семени на стадии дозревания происходит разрыв по паренхиме плода, а выстилающая эпидерма вместе с частью плаценты остается прикрепленной к поверхности семени. Гнездо, в котором вызрело семя, лишено выстилающей эпидермы. Гигроскопичность прозрачной пленки, которая через остатки плаценты связана с внутренними слоями спермодермы, вероятно, способствует набуханию, а в дальнейшем и прорастанию семени. Меланины полностью маскируют структуру семени, и только обработка жавелевой водой обнаруживает вышеописанную клеточную структуру тесты. Тегмен и нуцеллус элиминируют, наружная кутикула толстая, внутренние почти не заметны. Эндосперм очень многослойный, его клетки чрезвычайно толстостенные с порами на клеточных стенках.

---

[2] Основные сведения по географическому распространению и объему родов приводятся по Г. Г. Оганезовой (1991), остальные источники цитируются в тексте.

[3] Я замачивала эти семена.

Myrsiphyllum. Род восстановлен Obermeyer (1984). Отличается от рода *Protoasparagus* плоскими кладодиями. Его 12 видов распространены в Южной Африке. Изучен: *M. asparagoides* (Thunb.) Willd. (=*Asparagus medeoloides* Thunb.) — Франция, Марсель (Jardin Bot. E. M. Heckel. Index sem., 1980). Структура завязи и семязачатков вплоть до их вызревания мало отличается от таковой у родов *Asparagus* и *Protoasparagus*. Зрелый плод напоминает невскрывающуюся краснеющую коробочку. Зрелые семена черные, шаровидные. Структура зрелого семени видов *Myrsiphyllum* почти не отличается от таковой у видов *Asparagus* и *Protoasparagus* (рис. 1, *А*), но в зрелом семени *Myrsiphyllum asparagoides* в сильно сдавленном состоянии сохраняются 2 слоя тегмена и остатки нуцеллуса (рис. 1, *Б*). Структура зародыша примерно такая же, как у видов *Asparagus* (Оганезова, 1993).

Semele. Олиготипный (5 видов) макаронезийский род, его виды произрастают на Канарских о-вах, о-ве Мадейра. Обитатель подлеска реликтовых лесов. Изучен: *S. androgyna* Kunth — Германия, Бохум, Дюссельдорф (Bot. Gart. Ruhr-Univ. Bochum Index Sem., 1980; Heinr.-Heine-Univ. Dusseldorf Index Sem., 1980); Франция, Антиб (Antiles, Station de Bot. Patholog. Veg., I. N. R. A. Index Sem., 1981). Плод — ягода, его наружная эпидерма составлена небольшими, почти изодиаметрическими клетками с сильно утолщенными, пористыми стенками. Клетки выстилающей эпидермы с такими же клеточными стенками, но тангентально вытянуты. Обе кутикулы хорошо развиты. Так же как у видов *Ruscus* и *Danaë*, у *Semele* нет септальных нектарников.

Зрелое семя шаровидное, светло-желтое. Структура семенной кожуры близка к таковой у видов *Ruscus* и *Danaë* (Оганезова, 1981). В дозревающем семени еще сохраняются 5 слоев тонкостенной паренхимы тесты и 2-слойный тегмен с утолщенными стенками клеток и флобафенами в клеточных полостях, отмечаются остатки нуцеллуса. В зрелом семени (рис. 1, *В*) теста не сохраняется, тегмен и нуцеллус мало меняются. Структура эндосперма такая же, как у видов *Protoasparagus*, *Ruscus*.

Aspidistra. Олиготипный (8 видов) род, все виды которого приурочены к лесам Восточной Азии. Изучены: *A. elatior* Blume — кол. ор., Ереван; *Aspidistra* sp. — кол. ор. Бот. сада БИН РАН, Санкт-Петербург, куратор Н. Н. Арнаутов, привезены из Вьетнама.

Завязь 4-гнездная, в ее паренхиме есть идиобласты с рафидами (рис. 2, *А*). Маргинальные участки плодолистиков в верхней, лишенной семязачатков части покрыты железистым эпителием, который переходит и на обтураторы. Почти по всей длине колонки завязи (вплоть до рыльца пестика) образуются щели.

Семязачатков не менее 8, они 2-интегументальные, гемитропные с центрально-угловой плацентацией (рис. 2, *А*). Нуцеллус в париетальной части семязачатка 1—2-слойный, в халазальной — более мощный. Наружный интегумент 2—3-слойный, в его ткани есть идиобласты с рафидами; внутренний интегумент 2-слойный,

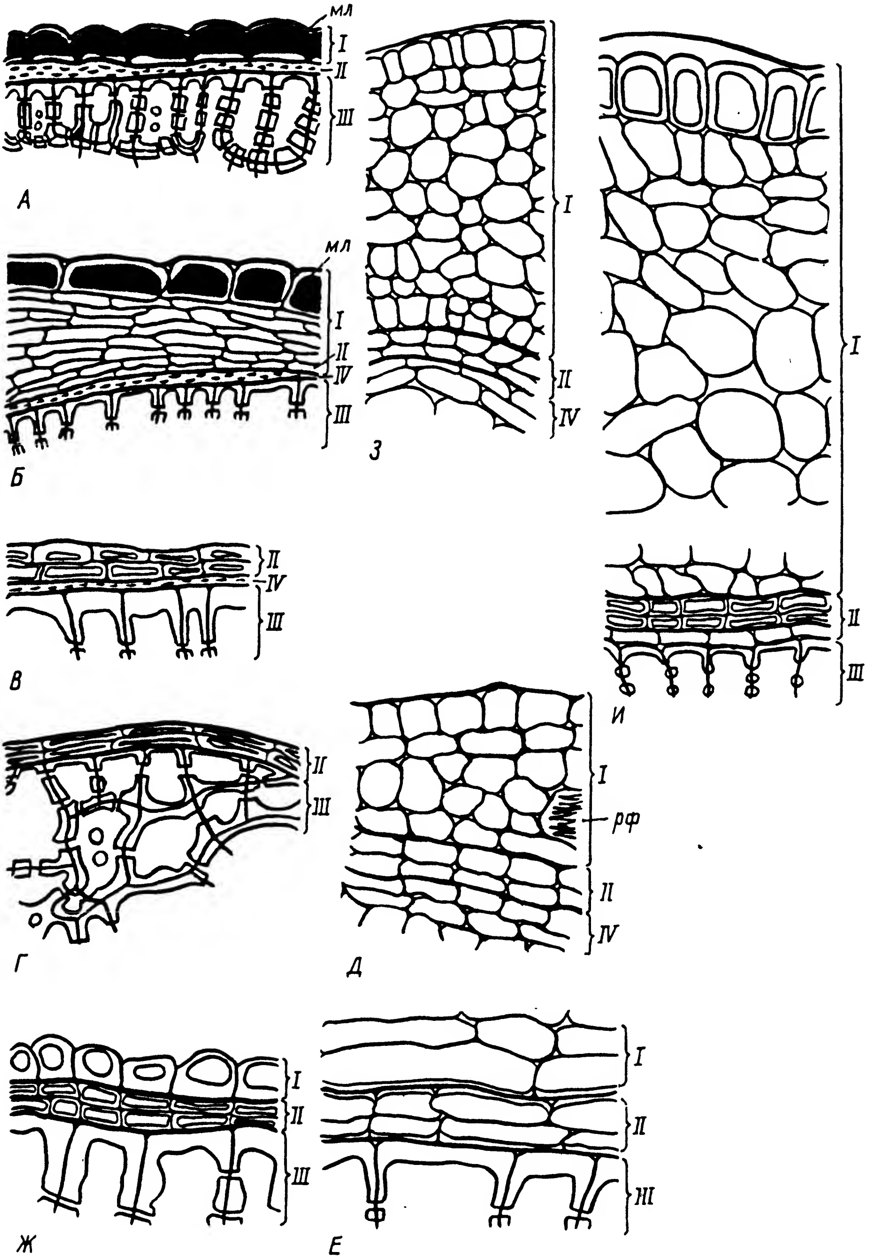

Рис. 1. Анатомическая структура фрагментов семязачатка (*Д*, *З*) и семенной кожуры зрелого семени (*А—Г*, *Е*, *Ж*, *И*), схематическое изображение, ×200.

А, *Б* — *Myrsiphyllum asparagoides* (*Б* — после обработки жавелевой водой); *В* — *Semele androgyna*; *Г* — *Aspidistra elatior*; *Д*, *Е* — *Rhodea japonica*; *Ж* — *Smilacina stellata*; *З*, *И* — *Ophiopogon jaburan*. *I* — теста, *II* — тегмен, *III* — эндосперм, *IV* — нуцеллус, *мл* — меланины, *рф* — рафиды.

кутикулы толстые. Процесс формирования семенной кожуры сходен с таковым у *Semele*.

Зрелое семя крупное, слабо 4-гранное, с закругленными ребрами, светло-желтое. Его теста почти полностью разрушена (рис. 1, *Г*) и лишь местами отмечаются ее остатки. Хорошо сохраняются 2 слоя тегмена с утолщенными и окрашенными

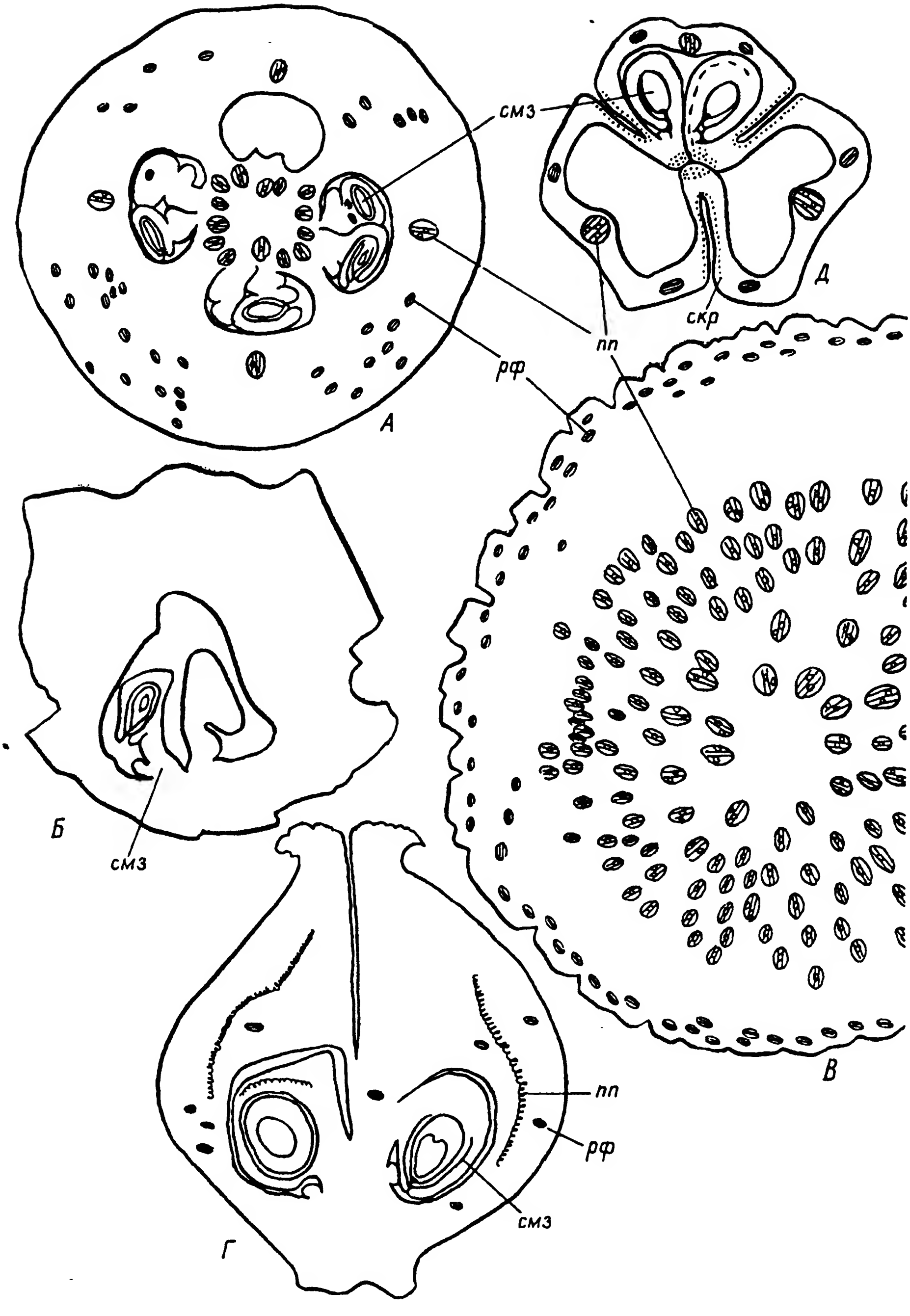

Рис. 2. Строение завязи.

Срезы: *А, В, Д* — поперечный; *Б, Г* — продольный, ×15. *А* — *Aspidistra elatior*; *Б, В* — *Aspidistra* sp.; *Г* — *Rhodea japonica*; *Д* — *Ophiopogon jaburan*. *пп* — проводящие пучки, *рф* — рафиды, *скр* — секреторная ткань, *смз* — семязачатки.

в желтый цвет стенками клеток. Эндосперм такой же, как у видов *Asparagus*, *Semele*.

В отличие от некоторых видов спаржи в семядоле зародыша *Aspidistra* множество прокамбиальных тяжей, но трахеальные элементы не дифференцированы (Оганезова, 1993).

У образцов из коллекции БИН РАН, предварительно определенных как *Aspidistra* sp., своеобразная форма цветка: околоцветник напоминает соконий. Из 4 исследованных цветков 2 обладали более развитой завязью. Ее плодущая часть оказалась полностью погруженной в цветоножку и частично сросшейся с основанием околоцветника (полунижняя завязь). В каждом из 4 гнезд завязи по 2 анатропных, крассинуцеллятных семязачатка. Они 2-интегументальные, с обтураторами, плацентация базальная (рис. 2, *Б*). Наружный интегумент 3—5-слойный, внутренний 2-слойный, нуцеллус 3—4-слойный с выраженной нуцеллярной эпидермой. Идиобласты с рафидами встречаются в тканях завязи и семязачатка. Маргинальные участки плодолистиков, так же как у *A. elatior*, в лишенной семязачатков верхней части завязи покрыты железистым эпителием и образуют щели, доходящие до рыльца пестика. У 2 других цветков образование, внешне напоминающее завязь, было продолжением оси растения с характерной для однодольных атактостелой (рис. 2, *В*). Предварительное изучение пыльцы (тычинки развиваются в обоих типах цветков) выявило внешне нормальную структуру, отмечено прорастание пыльцы еще в пыльниках (я благодарна Е. М. Аветисян и А. К. Мехакян за просмотр пыльцы).

Таким образом, у растений, произрастающих в оранжерее БИН РАН под названием *Aspidistra* sp., в отличие от других видов аспидистры формируются 2 типа цветков — обоеполые и тычиночные. В роде *Asparagus* s. l. этот признак наряду с другими признаками Obermeyer (1983, 1984) использовала для обоснования необходимости восстановления родов *Protoasparagus* и *Myrsiphyllum*.

Rhodea. Олиготипный (3 вида) восточноазиатский род. Изучен: *R. japonica* (Thunb.) Roth. — кол. ор., Ереван; Италия, Флоренция (Delec. Sem. Hort. Bot. Florentinus, 1979); Япония, Кошигайя (Aritaki Arbor. Koshigaya Ind. Sem., 1980); Испания, Барселона (Escola de Jardineria Rubio Tuduri Ind. Sem., 1984).

Завязь 3-гнездная, в каждом гнезде развиваются по 2 анатропных с обтуратором семязачатка; плацентация центрально-угловая в самом основании колонки завязи (рис. 2, *Г*). Структура септальных нектарников такая же, как у рода *Aspidistra*, в паренхиме завязи есть идиобласты с рафидами.

Семязачатки 2-интегументальные, наружный интегумент 4—5-слойный, внутренний 2-слойный (рис. 1, *Д*). Нуцеллус в микропиллярной части 2—3-слойный, в париетальной — 3—4-слойный, в халазе — массивный. Большая часть семязачатков элиминирует, вызревает 1—2 семени. В процессе их роста происходит разрастание почти всех тканей плода и семени. Число слоев тесты достигает 4—5, она слабо дифференцируется; экзотеста выделяется прямоугольной формой клеток, в мезотесте есть рафиды; тегмен остается 2-слойным. Кутикулы тонкие, сохраняются 2 слоя нуцеллуса со следами деструкции в них.

Зрелый плод — ярко-красная ягода. Наружная кутикула выделяется темно-коричневым цветом, который контрастирует с белыми утолщенными клеточными стенками наружной эпидермы. Под эпидермой располагаются 4—5 слоев колленхимы, остальные 7—8 слоев — тонкостенная паренхима; выстилающая эпидерма характеризуется сильно утолщенными стенками клеток.

Зрелое семя почти шаровидное, темно-желтое. Теста отслаивается вместе с оболочкой плода, и только в области рафе сохраняются ее остатки в виде нескольких крупных тонкостенных клеток (рис. 1, *Е*). 2-слойный тегмен структурно подобен таковому у видов *Semele*, *Ruscus*. Кутикулы довольно толстые. Близ рафе тегмен разрастается, в этой части семени сохраняются остатки нуцеллуса. Структура эндосперма такая же, как у видов *Aspidistra*, *Semele*.

Smilacina. 25 видов этого рода встречаются в лесах Гималаев, Восточной Азии, Северной и Центральной Америки. Изучены: нотарктические *S. racemosa* (L.) Desf. — Германия, Берлин-Далем (Hortus Bot. Berolino-Dahlemensis Ind. Sem., 1977); *S. stellata* (L.) Desf. — Россия, Москва (Список семян ГБС, 1979, 1980); маньчжурский *S. hirta* Maxim. — Россия, Владивосток (Бот. сад ДНЦ, Список семян, 1978); западно-североамериканский *S. sessilifolia* (Baker) Nutt ex Baker — Румыния, Яссы (Gradina Bot. A Univ. «Al. J. Cusa» Ind. Sem., 1980).

Плод — ягода, специфических признаков в его структуре не отмечено.

Зрелые семена слабогранистые, почти шаровидные, светло-коричневые. Спермодерма зрелого семени составлена эндотестой и тегменом (рис. 1, *Ж*). Клетки эндотесты почти изодиаметрические или немного радиально вытянутые, с утолщенными (особенно внутренними) стенками. Тегмен 2-слойный, мелкоклеточный, со слабо и равномерно утолщенными стенками клеток, окрашенными в светло-коричневый цвет. Кутикулы тонкие. Структура многослойного эндосперма сходна с таковой у большинства спаржевых: его клетки с сильно утолщенными пористыми стенками.

Liriope. Олиготипный (6 видов) восточноазиатский лесной род (Китай, Япония, Филиппины). Изучены: китайские виды *L. muscari* Bailey — Испания, Барселона (Ind. Sem., 1980, 1982); *L. spicata* (Thunb.) Lour. — Китай, Нанкин (Hort. Bot. Najungenensis Ind. Sem., 1982); *L. platyphylla* F. T. Wang et T. Tang. — Япония, Цукуба (Medical Plant Reser. Station Nat. Inst. Health Sci. Tsucuba Ind. Sem., 1982); *L. graminifolia* (L.) Baker — кол. ор., Ереван; корейский вид *L. koreana* (Palib.) Nakai — КНДР, Пхеньян (Bot. Ins. ASDPRK Ind. Sem., 1986); японский вид *L. minor* (Maxim.) Makino — Япония, Сендай (Bot. Gard. Tohuku Univ. Sendai Ind. Sem., 1985).

Род объединяли с родом *Ophiopogon*, но специально проведенное исследование позволило сохранить его самостоятельность (Hume, 1961).

Завязь 3-гнездная, с 6 семязачатками, плацентация центрально-угловая. В плодущей базальной части завязи маргинальные участки плодолистиков не срастаются, выше остаются свободными так же латеральные участки, они покрыты железистым эпителием. Стенка завязи составлена изодиаметрическими клетками наружной эпидермы, покрытой складчатой кутикулой, субэпидермальный слой морфологически подобен эпидермальному. Остальная ткань более крупноклеточная, встречаются идиобласты с рафидами. Паренхима этих участков часто разрушается с образованием лизигенных полостей. Выстилающая эпидерма из очень узких, тангентально вытянутых клеток со слабым утолщением периклинальных стенок и тонкой кутикулой. Структура зрелого плода (коробочки) нам не известна.

Семязачатки анатропные, 2-интегументальные с 2 обтураторами, с центрально-угловой плацентацией в основании завязи. Наружный интегумент из 8—9 слоев клеток, в области рафе это число удваивается, в его тканях есть идиобласты с рафидами. Внутренний интегумент 2-слойный, нуцеллус 3-слойный, но к моменту оплодотворения в микропилярной и париетальной частях сохраняются 1—2 его слоя, и только в халазе он представлен многоклеточной тканью. Проводящий пучок семязачатка разветвляется на 3 отдельных пучка.

Зрелые семена шаровидные или слегка удлиненные, красновато-коричневые или более светлые. Спермодерма составлена производными обоих интегументов. Теста развивается в саркотесту. Экзотеста из прямоугольных или почти изодиаметрических клеток с утолщенной, покрытой кутикулой наружной стенкой. Первые 2 (3—4) слоя тесты заполнены флобафенами (*L. muscari*), есть виды с флобафенами только в экзотесте (*L. spicata*) или только в первых слоях мезотесты (*L. platyphylla*), чем и определяется различие в окраске семян у разных видов. Остальные слои мезотесты (~ 15) составлены крупноклетной паренхимой с развитыми межклетниками, среди которых находятся идиобласты с рафидами. Тегмен 2-слойный, из небольших прямоугольных клеток со слабым утолщением стенок, флобафенами в клеточных полостях. В области рафе тегмен разрастается с формированием 5—6-слойной ткани, здесь сохраняются остатки нуцеллуса. Все кутикулы довольно толстые. Ткань эндосперма такая же, как у большинства изученных спаржевых, — многослойная, толстостенная, с пористыми клеточными стенками. В зародыше, кроме меристем корешка, имеется почечка со сформированным конусом нарастания и отмечены прокамбиальные пучки у семядоли.

Ophiopogon. Областью распространения 20 видов этого лесного рода являются Гималаи, Индия, Юго-Восточная Азия, Япония, Филиппины. Изучены: бирманский вид *O. malcolmsonii* Royle — Италия, Турин (Giard. Bot. Alpino Chanonsia c/o Dipartimento Biolog. Veget. Dell' Univ. di Torino, Ind. Sem., 1983); японские виды *O. planiscapus* Nakai — Япония, Цукуба (Ind. Sem., 1982); *O. jaburan* Lodd. — Украина, Киев (ЦБС «Софиевка», Список семян, 1981); Япония, Кошигайя (Ind. Sem., 1980); китайско-японский *O. japonicus* Ker-Gawl. — Германия, Мюнхен (Bot. Gart. Munchen Samen und Sporen verzeichnis, 1980); Италия, Триест (Ind. Sem., 1980 Hortus Bot. Tergestinus); Япония, Кошигайя (Ind. Sem., 1981); кол. ор., Ереван.

Структура завязи и семязачатков подобны таковым у *Liriope* (рис. 1, *3*; 2, *Д*). Структура плода (коробочки) нам неизвестна. P. Rao, A. Kaur (1979) для плодов *Ophiopogon* отмечают разрыв стенки завязи на ранних стадиях развития семян: из образующихся щелей видны дозревающие семена.

Зрелые семена сферические, темные. Так же как у рода *Liriope*, теста формирует саркотесту (рис. 1, *И*), но здесь иной тип пигмента, который при фиксации легко вымывается из семенной кожуры (фиксирующий раствор окрашивается в лиловый цвет). Это дало повод R. Dahlgren с соавт. (1985) писать о голубой саркотесте рода. В тесте есть крупные идиобласты, но без содержимого. В невыполненных семенах идиобласты заполнены рафидами. Проводящий пучок не ветвится. Структура тегмена почти такая же, как у *Liriope*, оба его слоя заполнены флобафенами. Обычно сохраняются остатки нуцеллуса. Других отличий от *Liriope* нет.

Peliosanthes. Небольшой (10—15 видов) род, виды которого распространены от Гималаев до Юго-Восточной Азии. Изучены: *P. sumatrensis* Ridl. — Sumatra, Bigntelok, river Ravas Palembong; 350 ft. 1880. H. O. Forbes, det. H. H. Ridley, 3221a (LE); *P. teta* Andr. — Азия, Herb. Fisher, H. P. Aug. 1825 (LE); *P.* sp.? — Vietnam, Lony Bion, Loe Duo'ng, трава до 25 см, плоды синего цвета, 29 XII 1982, Соб. III-X-VII N 1024 (LE).

Зрелые семена темно-желтые (*P. teta*) или бежево-желтые (*P. sumatrensis*, *P.* sp.). Их поверхность может быть слегка сморщенной (*P. sumatrensis*), шаровидные или слегка вытянутые с носиками (*P.* sp.), или грушевидные, слабогранистые (*P. teta*). В семени сохраняются производные обоих интегументов (рис. 3, *А*, *Б*). Теста типа саркотесты составлена примерно 20 слоями клеток. Экзотеста из прямоугольных, тангентально вытянутых клеток с незначительно утолщенными стенками и толстой кутикулой. Мезотеста из довольно крупных клеток, внутренние слои сдавлены. Эндотеста мелкоклеточная, почти не выделяется. У *P. sumatrensis* теста сдавлена неравномерно, что определяет морщинистость поверхности семени. Есть множество идиобластов с рафидами. Тегмен 2-слойный. Экзотегмен из мелких сдавленных тонкостенных или со слабо утолщенными стенками клеток, эндотегмен несколько более крупноклеточный. Кутикулы более или менее заметные. Эндосперм по структуре близок к таковому у вышеописанных родов, иногда же его клетки отличаются слабым утолщением стенок (*P. teta*). Грушевидная форма семян *P. teta* определяется разрастанием спермодермы, особенно тесты, в микропилярной части. Спермодерма в этом участке богата жирами, теста и тегмен здесь не соприкасаются, между ними образуется воздушная прослойка. Эту часть семени можно определить как ариллоид. Пигментов в семени нет, и только у *P.* sp. клеточные стенки тегмена слегка окрашены в желтый цвет. Зародыш осевой, лопатовидной формы, равен 1/2 диаметра семени, с дифференциацией на меристемы корешка, почечки и прокамбиальных тяжей семядоли; в его тканях отмечено множество идиобластов с рафидами.

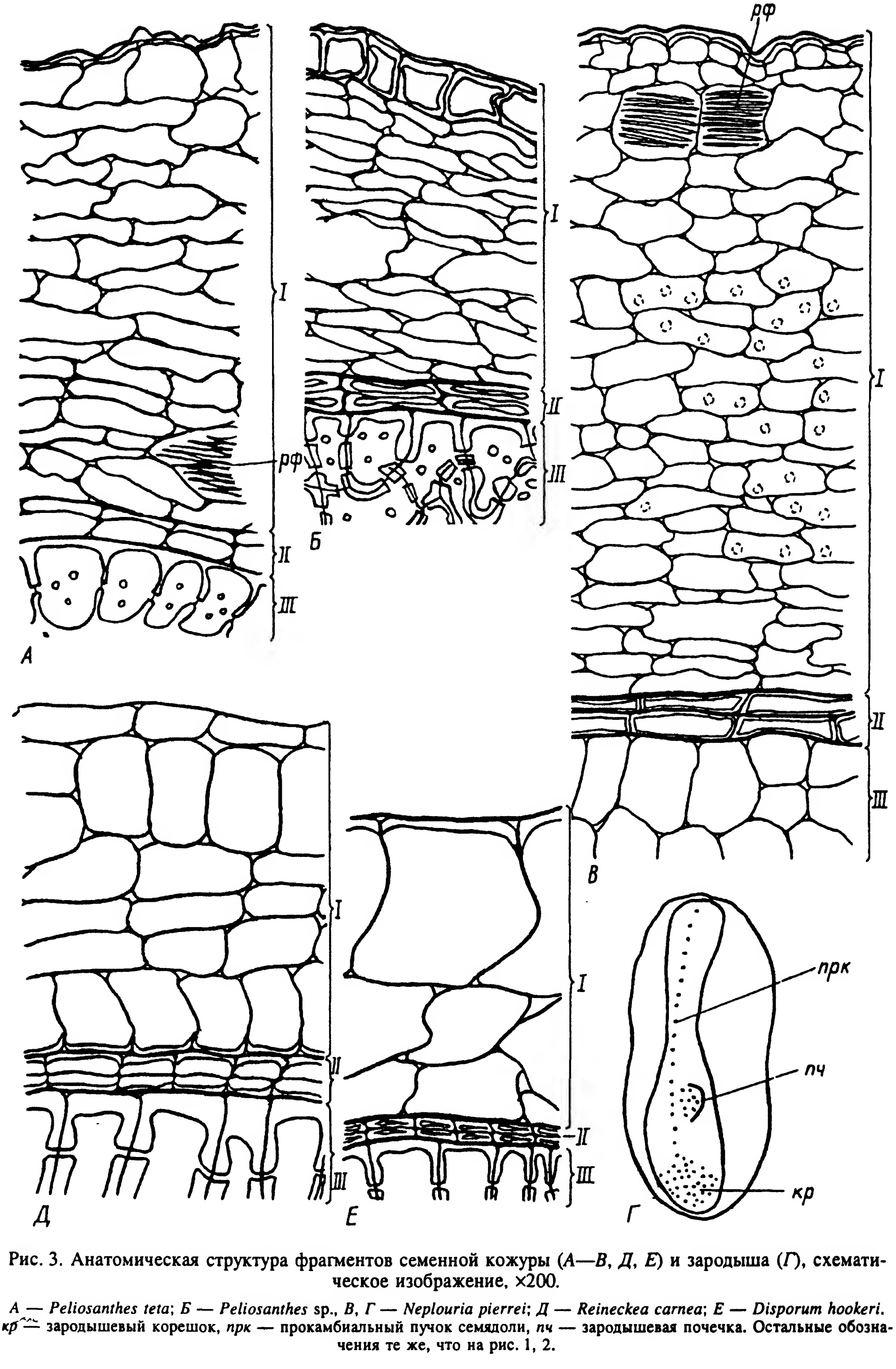

Рис. 3. Анатомическая структура фрагментов семенной кожуры (*А—В*, *Д*, *Е*) и зародыша (*Г*), схематическое изображение, ×200.

А — *Peliosanthes teta*; *Б* — *Peliosanthes* sp., *В*, *Г* — *Neplouria pierrei*; *Д* — *Reineckea carnea*; *Е* — *Disporum hookeri*. *кр* — зародышевый корешок, *прк* — прокамбиальный пучок семядоли, *пч* — зародышевая почечка. Остальные обозначения те же, что на рис. 1, 2.

Neolouria. Олиготипный (2 вида) род, распространенный в Индокитае. Изучен: *N. pierrei* Rodrig. — Vietnam, prov. Kien Giang Tho Chu, в тенистом горном лесу, 25 VI 1989, L. Averianov, № 569 (LE).

Семя вытянутое, почти цилиндрической формы, довольно крупное, с боков сжатое, с небольшим носиком в области микропиле, светло-желтое. Структурно спермодерма у *Neolouria* близка к таковой у *Peliosanthes*. Теста типа саркотесты, образована 25—30 слоями клеток тонкостенной паренхимы (рис. 3, *В*), в клетках отмечены капли жиров, есть множество идиобластов с рафидами. Тегмен 2-слойный, его прямоугольные клетки со слабым утолщением стенок; кутикулы хорошо развиты. Эндосперм многослойный, из тонкостенных крупных клеток, содержит жиры и белки, здесь также отмечены идиобласты с рафидами. Зародыш структурно близок к таковому у рода *Peliosanthes* (рис. 3, *Г*).

Reineckea. Восточноазиатский, олиготипный (2 вида) род. Изучен: *R. carnea* (Andr.) Roth. — Финляндия, Оулу (Bot. Gard. Univ. Oulu Ind. Sem., 1979); Япония, Кошигайя (Ind. Sem., 1980).

В структуре плода (ягоды) специфических признаков не обнаружено, септальных нектарников нет.

Семена шаровидные, светло-желтые. Зрелая семенная кожура составлена производными обоих интегументов (рис. 3, *Д*), но теста сохраняется фрагментарно. Экзотеста из узких, тангентально ориентированных клеток, мезотеста из ~ 4 слоев крупных клеток (в невыполненных семенах в мезотесте отмечены идиобласты с рафидами). Эндотеста из крупных, радиально ориентированных клеток со слабым утолщением внутренней периклинальной стенки. В области рафе число слоев тесты достигает ~ 20—22. Тегмен подобен таковому у *Semele*, *Rohdea* — с развитыми утолщениями наружной (экзотегмен) и внутренней (эндотегмен) клеточных стенок, клеточные полости заполнены флобафенами. Кутикулы тонкие. Эндосперм типичен для спаржевых — очень многослойный, с сильно утолщенными, пористыми клеточными стенками.

Disporum. 20 видов этого рода распространены на севере умеренных областей Азии и Америки. Обитатель хвойных и смешанных лесов. Изучены: восточноазиатский вид *D. sessile* (Thunb.) D. Don — Берлин-Далем (Ind. Sem., 1978); мадреанские виды *D. smithii* (Hook.) Piper — Великобритания, Данди (Hort. Bot. Dundee Ind. Sem., 1980); Германия, Мюнхен (Ind. Sem., 1980); *D. hookeri* (Torr.) Nichols — Ирландия, Глазневин (Hort. Bot. Glasnevinensis Ind. Sem., 1981); виды Скалистых гор *D. trachycarpum* (S. Wats.) Benth. et Hook. — Канада, Эдмонтон (Devonian Bot. Gard. Univ. of Alberta Ind. Sem., 1984); *D. oreganum* (S. Wats.) Benth. et Hook. — Великобритания, Оксфорд (Seed List Univ. of Oxford Bot. Gard., 1984); североамерикано-атлантический вид *D. lanuginosum* Nichols — Нидерланды, Амстердам (Hort. Bot. Amsterodamensis Ind. Sem., 1984).

Плод — ягода. В каждом плоде вызревают 5—6 семян. В тканях плода есть идиобласты с рафидами, а также с кристаллами другой формы — кубической или неправильной. По данным Dahlgren с соавт. (1985), рафиды не характерны.

Зрелое семя слабо 3-гранистое, слегка удлиненное, светло-желтое, иногда белое. Спермодерма зрелого семени большинства изученных видов составлена только 2-слойным тегменом (теста полностью разрушена), который структурно подобен таковому у *Semele*, *Ruscus* и некоторых других родов. В утолщениях клеточных стенок тегмена и первого слоя эндосперма накапливаются в незначительных количествах флобафены. У *D. trachycarpum* и *D. hookeri* в экзотесте (рис. 3, *Е*) утолщается наружная клеточная стенка, что, вероятно, способствует сохранению у этих видов 3—4 слоев тесты. Кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный, с развитыми утолщениями клеточных стенок.

Clintonia. Все 6 видов рода распространены в Восточной Азии и Северной Америке. Они часто встречаются в хвойных лесах с моховым покровом. Изучены:

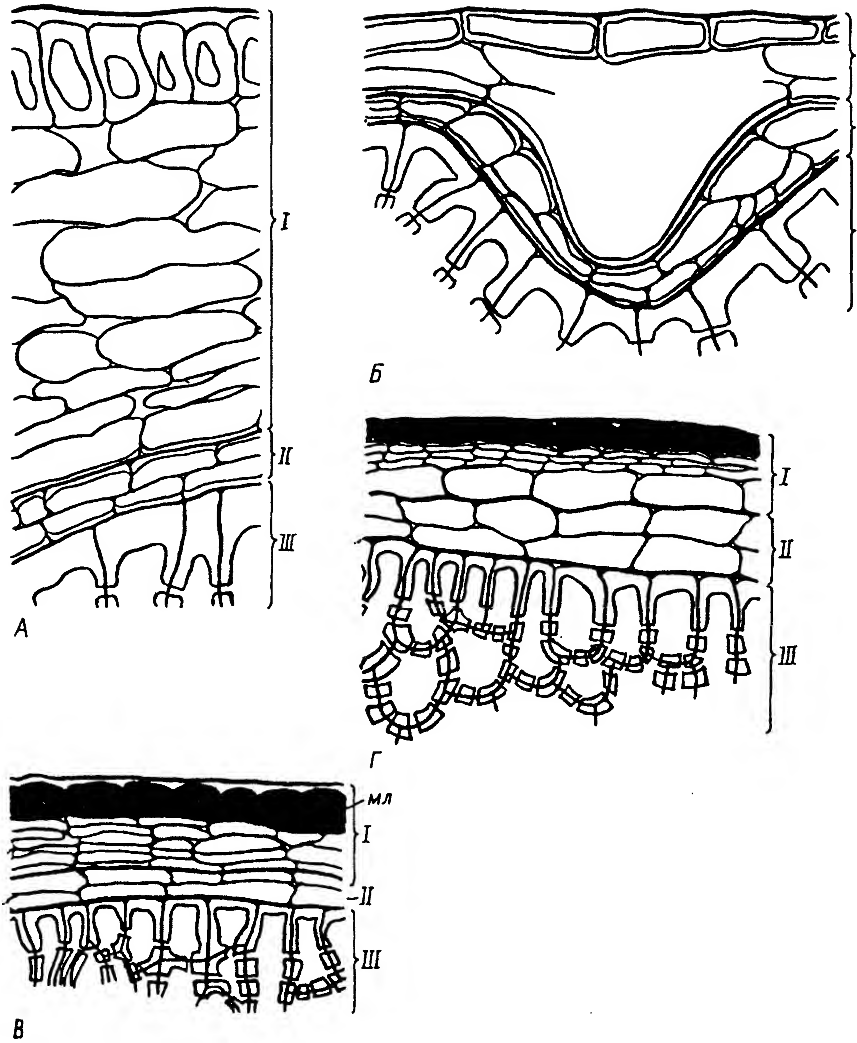

Рис. 4. Анатомическая структура фрагментов семенной кожуры, схематическое изображение, ×200. *А* — *Clintonia borealis*, *Б* — *Streptopus roseus*, *В* — *Eustrephus latifolius*, *Г* — *Geitonoplesium cymosum*. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

маньчжурский вид *C. udensis* Trautv. et Mey. — Россия, Сахалин (САХГНИИ, Бот. сад Новоалександровска, Список семян, 1980); североамерикано-атлантический вид *C. borealis* Rafin., мадреанский *C. andrewsiana* Torr. и североамерикано-тихоокеанский *C. uniflora* Kunth — все образцы из Великобритании, Данди (Ind. Sem., 1979).

В структуре плода (ягоды) специфических признаков не обнаружено.

Семена удлиненные, с боков сжатые, с закругленными ребрами, коричневые. В зрелом семени хорошо сохраняются производные обоих интегументов. Экзотеста (рис. 4, *А*) из прямоугольных клеток с утолщенными клеточными стенками. Мезотеста из 5—7 слоев крупноклеточной паренхимы. Эндотеста с незначительно утолщенными внутренними периклинальными стенками клеток. Тегмен 2-слойный из тангентально ориентированных клеток. В клетках экзотегмена немного утолщена наружная, а в клетках эндотегмена — обе периклинальные клеточные стенки. Кутикулы тонкие. Незначительная концентрация флобафенов в клеточных стенках экзотесты и тегмена определяет желтый цвет этих слоев и коричневый цвет всего семени. Структура эндосперма такая же, как у большинства родов спаржевых.

Streptopus. Род включает 10 видов, распространенных в сырых лесах умеренной Европы (до Западной Европы) и в Америке. Изучены: сибирско-американский *S. streptopoides* (Led.) Frye et Rigg — Япония, Сендай (Ind. Sem., 1984); североамерикано-атлантический *S. roseus* Michx. — Канада, Торонто (Univ. of Toronto Bot. Gard. Ind. Sem., 1984); циркумбореальный *S. amplexifolius* (L.) DC. — Германия, Берлин-Далем (Ind. Sem., 1978); Швеция, Гетеборг (Goteborg Bot. Gard. Ind. Sem., 1979).

В структуре плода (ягоды) специфические признаки не отмечены.

Зрелые семена почти шаровидные, слегка вытянутые, светлые, почти белые. Спермодерма составлена производными обоих интегументов. Экзотеста из тангентально вытянутых клеток с незначительным утолщением стенок (рис. 4, *Б*). Клетки единственного слоя мезотесты и эндотесты варьируют в размерах. Некоторые из них очень крупные, другие — мелкие. Это определяет волнистость подстилающих эти слои клеток тегмена и руминацию эндосперма. Как в мезо-, так и в эндотесте отмечено разрушение клеточных стенок с образованием лизигенных полостей. Внутренняя периклинальная стенка клеток эндотесты значительно утолщена. Тегмен 2-слойный с утолщенными наружной (экзотегмен) и внутренней (эндотегмен) стенками клеток. Кутикулы тонкие. Эндосперм руминированный, многослойный, с сильно утолщенными стенками клеток, и лишь у *S. streptopoides* утолщения развиты только по углам клеток. Структура зародыша примерно такая же, как у большинства спаржевых (Оганезова, 1993).

Eustrephus. Монотипный род. Его единственный, очень полиморфный вид *E. latifolius* R. Br. (материал получен из Португалии, Коимбры (Ind. Sem. et sporarum quae Hort. Bot. Coimbrigensis, 1983, 1985, Univ. Coimbra)) встречается на Новой Гвинее и в Восточной Австралии, на островах Новой Каледонии и Лоальти.

Плод — коробочка. По данным J. Schlittler (1949), плод вскрывается локулицидно. По моим наблюдениям его рост отстает от роста семени и разрастающееся семя разрывает еще недозрелый плод. Вызревают 2—3 семени. В тканях плода отмечены идиобласты с рафидами.

Семена черные, слабогранистые с закругленными ребрами. Семенная кожура формируется главным образом тестой (рис. 4, *В*). Экзотеста составлена крупными прямоугольными клетками с утолщенными стенками, клеточные полости заполнены меланинами. Мезотеста из 5—6 слоев паренхимы, клеточные стенки которой пропитаны дубильными веществами. Эндотеста не выделяется. Тегмен 2-слойный, из небольших тонкостенных клеток, иногда сильно сжат. Кутикулы тонкие. Эндосперм многослойный, его клетки с толстыми пористыми стенками.

Geitonoplesium. Монотипный род, единственный вид *G. cymosum* A. Cunn (Франция, Антиб (Ind. Sem., 1978, 1980); Эстония, Таллин (Бот. сад АН ЭССР, 1981, 1982)) распространен на Филиппинах, в восточной Малайзии (исключая Сулавеси), Соломоновых о-вах, о-вах Фиджи и в восточной Австралии (Schlittler, 1949, 1951).

Семена черные, блестящие, слабогранистые, несколько вытянутые, с бесцветным пленчатым придатком у рубчика. Спермодерма формируется главным образом тестой (рис. 4, *Г*). При большом сходстве со спермодермой рода *Eustrephus* есть некоторые отличия: стенки клеток в первом слое мезотесты слабо утолщены; придаток формируется за счет разрастания тесты и составлен крупными, тонкостенными, рыхло расположенными клетками, среди которых встречаются идиобласты с рафидами; тегмен 2-слойный, из небольших прямоугольных клеток, заполненных дубильными веществами, хорошо различим только в рафе. Обработка жавелевой водой показала, что тегмен сохраняется по всей поверхности семени, но сильно сжимается и его клетки теряют содержимое. Эндосперм многослойный, клетки со значительным пористым утолщением стенок (у некоторых образцов утолщение слабое).

Обсуждение

Изученные роды по признакам плода и семени можно разделить на следующие группы.

Группа 1. Завязь всегда 3-гнездная, с небольшим количеством анатропных семязачатков, септальные нектарники формируются латеральными участками плодолистиков; в плоде вызревает 1(2) семени в 1(2) гнездах завязи; у большинства видов плод — ягода, но есть виды, у которых перикарпий в процессе созревания высыхает, образуя ярко окрашенную (*Protoasparagus densiflorum*, *Myrsiphyllum asparagoides*) или полупрозрачную (*Protoasparagus plumosus*) сухую оболочку вокруг семени; в тканях есть идиобласты с рафидами; спермодерма формируется тестой, тегмен (за редким исключением) не сохраняется; экзотеста заполнена меланинами; эндосперм чрезвычайно многослойный, с очень утолщенными стенками клеток (роды *Asparagus*, *Protoasparagus*, *Myrsiphyllum*).

Группа 2. Число плодолистиков завязи варьирует от 1 до 3 (Yeo, 1968; Цветкова, 1979), с 1(2) гемитропными семязачатками в каждом гнезде; вызревает обычно 1(2) семени; нет септальных нектарников; плод — ягода, в тканях которого есть идиобласты с рафидами. Поверхность зрелого семени покрыта только 2-слойным тегменом (ткани которого имеют утолщения стенок и содержат флобафены) — мягкие ткани тесты разрушаются и отслаиваются вместе с мякотью плода; иногда сохраняются остатки нуцеллуса; эндосперм структурно подобен таковому у видов группы 1 (роды *Ruscus*, *Danaë*, *Semele*).

Группа 3. Число гнезд завязи достигает 4, в каждом гнезде развивается от 2 до 6 (иногда больше) анатропных или гемианатропных семязачатков с центрально-угловой плацентацией; септальные нектарники образуются маргинальными участками плодолистиков; вызревает 1(2) семени; есть тенденция к формированию нижней завязи. Структура семени близка к таковой у представителей группы 2 (род *Aspidistra*).

Группа 4. Завязь 3-гнездная; число семязачатков в каждом гнезде варьирует от 2 до 4(6) (Федченко, 1935), число вызревающих семян относительно большое — 5—6; в тканях плода отмечены идиобласты с рафидами. Структура семени в этой группе близка к таковой в группах 2 и 3, но у отдельных видов в экзотесте развиваются утолщенные клеточные стенки, вследствие чего в зрелом семени сохраняется теста; флобафены накапливаются не только в тегмене, но и в клетках первого слоя эндосперма (род *Disporum*).

Группа 5. Завязь 1—3-гнездная, обычно с 2 анатропными или гемианатропными семязачатками в каждом гнезде; вызревают в плоде всего 2(3) семени; септальные нектарники формируются маргинальными участками плодолистиков; особенностью структуры семени является сохранение тесты или ее фрагментов (обычно в области рафе), или отдельных ее слоев (эндотесты) в зрелом семени (роды *Convallaria*, *Polygonatum*, *Smilacina*, *Rohdea*). Род *Maianthemum* близок к этой группе. Но у него в завязи отсутствуют септальные нектарники, в зрелом семени полностью сохраняется теста, отличительной особенностью являются незначительные утолщения стенок экзотесты.

Группа 6. Завязь 2(3)-гнездная, с многочисленными семязачатками (их число варьирует от 2 до 12) (Кузенева, 1935; Федченко, 1935); вызревает от 1 до нескольких семян; септальных нектарников нет. Семенная кожура зрелого семени составлена производными обоих интегументов, в экзо- и эндотесте есть утолщения клеточных стенок, структура тегмена близка таковой у представителей групп 2—5, но здесь отмечается снижение концентрации флобафенов; эндосперм не столь массивен по сравнению с эндоспермом вышеописанных групп; отмечена его руминация (роды *Streptopus*, *Clintonia*, *Reineckea*).

Группа 7. Завязь 3-гнездная с 6 анатропными семязачатками в каждом гнезде, септальные нектарники образованы маргинальными и латеральными участками плодолистиков; спермодерма типа саркотесты, составлена производными обоих интегументов; клеточные стенки экзотесты и тегмена утолщены, в тегмене, а иногда и в тесте накапливаются флобафены, иногда пигмент отсутствует; идиобласты с рафидами отмечаются во всех тканях плода и семени; эндосперм многослойный, с утолщенными клеточными стенками, иногда стенки остаются неутолщенными (роды *Ophiopogon*, *Liriope*, *Peliosanthes*, *Neolouria*).

Группа 8. Завязь 3-гнездная с многочисленными анатропными семязачатками, септальных нектарников нет. Плод — ягода или вскрывающаяся коробочка, вызревают примерно 5—6 семян (Dahlgren et al., 1985). Мною отмечен несоразмерный рост плода и семени, что вызывает разрыв недозрелого плода и не всегда по швам, соответствующим локулицидному вскрыванию; спермодерма формируется главным образом тестой, в клетках экзотесты накапливаются меланины, тегмен сжимается, но сохраняется, может развиваться ариллоид; клетки многослойного эндосперма могут быть с утолщенными или с тонкими клеточными стенками (роды *Eustrephus*, *Geitonoplesium*).

Выделенные по результатам сравнительно-анатомического изучения плодов и семян в сем. *Asparagaceae* s. l. 8 групп родов более или менее близки к группам родов часто возводимых в ранг самостоятельных семейств, таких как сем. *Asparagaceae*, *Convallariaceae*, *Luzuriagaceae*, *Ruscaceae*, *Ophiopogonaceae* (Huber, 1969; Dahlgren et al., 1985; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997).

Существуют иные точки зрения, согласно которым нет необходимости в выделении вышеназванных семейств. R. Thorne (1992) считает возможным большинство этих групп сохранить в составе единого сем. *Asparagaceae* в качестве отдельных подсемейств. W. Schulze (1982) очень широко интерпретирует объем сем. *Asparagaceae*, включая в его состав роды *Herreria*, *Trillium*, *Uvularia*, *Tricyrtis*, *Medeola*, *Scoliopus* и родственные последним роды.

Полученные в настоящем исследовании данные можно интерпретировать двояко. Сравнивая выделенные нами по структуре плодов и семян 8 структурных групп, следует признать их неравноценными. Особенности групп 1, 7 и 8 очень четко отличают их друг от друга и от остальных групп (особенности структуры плодов, меланиновые или саркотестальные семена, особенности внутреннего интегумента, эндосперма и другие признаки), тогда как характерные особенности групп 2—6 перекрываются. Это касается и места формирования септальных нектарников, и типа семенной кожуры, и эндосперма. Значит ли это, что полученные данные подтверждают необходимость выделения самостоятельных семейств *Asparagaceae* s. str., *Ophiopogonaceae*, *Luzuriagaceae*, но не дают основания для признания самостоятельности семейств *Ruscaceae*, *Convallariaceae* и др.? Если считать так, то в объем сем. *Ophiopogonaceae* должны быть включены роды *Peliosanthes* и *Neolouria*, близкое родство которых с родом *Ophiopogon* признается не всеми. Значит ли это, что данные по структуре плодов и семян малоинформативны для решения задач систематики спаржевых? Но данные различных исследований по этому таксону отмечают некоторую противоречивость или же перекрывание признаков для родов, относимых современными авторами к разным таксонам. Так, например, еще A. Arber (1924a, b, 1925) была доказана единая листовая природа филлокладиев для родов *Ruscus*, *Danaë*, *Semele*, *Myrsiphyllum*. По данным кариологии, роды *Polygonatum*, *Convallaria*, *Reineckea*, *Smilacina*, *Maianthemum* и часть восточноазиатских видов рода *Disporum* выявляют определенное сходство. С другой стороны, кариологически подобны североамериканские виды последнего и виды рода *Streptopus* (Therman, 1956). V. I. Cheadle (1970) обнаружил большое сходство типов сосудов у *Ruscus* и *Asparagus*, с одной стороны, и некоторые их отличия от таковых у родов *Danaë* и *Semele*, с другой стороны.

Если признать все изученные группы спаржевых (за некоторым исключением) в составе одного семейства, то возникает возможность построения единого морфогенетического ряда, в котором намечается общая тенденция к редукции генеративных (уменьшение числа гнезд завязи, семязачатков, формирование однополых цветков, тегмальных семян) и вегетативных (развитие кладодиев, филлокладиев) органов. Если же проследить изученные роды по особенностям плода и семени, то здесь также очень четко выявляется единый морфогенетический ряд, в котором деспециализация тесты сопровождается заметной специализацией тегмена и эндосперма (или наоборот). Выявляются некоторые корреляции между особенностями семенной кожуры и зародыша — зародыш у родов с тестальными и меланиновыми семенами отмечен большей дифференциацией тканей и органов, чем у родов с тегмальными и флобафеновыми семенами (Оганезова, 1999).

Еще одним аргументом в пользу сохранения единого сем. *Asparagaceae* является вариабельность типа пигментов среди изученных таксонов. Если сохранить большую часть изученных родов в составе спаржевых, тогда для семейства будет характерно наличие флобафенов, меланинов и других пигментов (голубая саркотеста рода *Ophiopogon*). Вариабельность по типу пигментов — особенность порядка *Asparagales* sensu Oganezova. Сохранение тенденций, свойственных порядку, в его типовом семействе кажется логичным. Несколько слов о таксономической самостоятельности родов *Protoasparagus*, *Myrsiphyllum*. Полученные данные свидетельствуют о ряде различий между ними по структуре не только семени, но и плода, особенно у рода *Protoasparagus* (слипание экзокарпия с поверхностью семени и участие в его прорастании). На мой взгляд, восстановление этих родов, предложенное Obermeyer (1983, 1984), имеет весомые основания. То же можно сказать об образцах, изученных под названием *Aspidistra* sp. Иная морфология околоцветника, наличие 2 типов цветка — это важные признаки, отличающие эти образцы от остальных образцов рода *Aspidistra*.

Что же касается систематического положения родов *Disporum*, *Streptopus*, *Clintonia*, то по данным настоящего исследования вряд ли можно решить эту проблему. Dahlgren с соавт. (1985) считают их принадлежность к родству спаржевых сомнительной. Основанием для сомнения служат такие данные, как отсутствие септальных нектарников, рафид и некоторые эмбриологические особенности этих родов (Bjornstad, 1970). Эти роды отнесены ими к сем. *Uvulariaceae*, в состав которого вместе с родами *Uvularia*, *Schelhammera* включается также род *Tricyrtis*. На мой взгляд, нельзя соглашаться с включением этих родов в состав семейства со столь спорным объемом. Объединение в одно семейство таких родов, как *Uvularia*, *Tricyrtis*, невозможно (Оганезова, 1984а, б, 1989). Тахтаджян (Takhtajan, 1997) оставляет их в составе *Uvulariaceae*, из которого исключен род *Tricyrtis*. В качестве доказательств такой перестановки он приводит те же аргументы, что и Dahlgren с соавт. (1985). Почему-то эмбриологическим данным придано большее значение, чем другим, которые противоречат такому положению этих родов (Therman, 1956 и др.). Относительно же данных по нектарникам и рафидам есть необходимость в комментариях. Септальные нектарники отсутствуют у родов *Ruscus*, *Danaë*, *Semele*, но их родство со спаржевыми практически никем не оспаривается. Что же касается рафидов, то мною они обнаружены в плодах видов *Disporum* (речь идет именно о рафидах в понимании Prychid, Rudall, 1998). Если же анализировать данные по плодам и семенам, то можно придти к следующему заключению. Род *Uvularia* по структуре плода-коробочки со специфическими особенностями эндокарпия и строению семенной кожуры, эндосперма и зародыша, несмотря на ряд отличий, очень четко вписывался в состав сем. *Colchicaceae* в качестве отдельного подсемейства (Оганезова, 1984а, б). Вышеназванные же спорные роды настолько отличаются друг от друга по семенной кожуре, что оказались в разных структурных группах, выделенных мною на основании настоящего исследования. Включение этих родов в состав сем. *Uvulariaceae*, на мой взгляд, не решает систематических проблем ни этих родов, ни таксонов, более определенно связанных с родом *Uvularia*.

На основании проведенного исследования плодов и семян в группе таксонов, обсуждаемых в качестве родственных групп рода *Asparagus*, считаю возможным сохранить в составе единого сем. *Asparagaceae* большинство из этих родов, за исключением *Eustrephus* и *Geitonoplesium*. Таким образом, сем. *Asparagaceae* мне представляется в составе подсемейств *Asparagoideae* (*Asparagus*, *Protoasparagus*, *Myrsiphyllum*), *Ruscoideae* (*Ruscus*, *Danaë*, *Semele*), *Ophiopogonoideae* (*Ophiopogon*, *Liriope*, *Neolouria*, *Peliosanthes*), *Convallarioideae* (*Convallaria*, *Polygonatum*, *Smilacina* и другие роды). Роды *Disporum*, *Clintonia*, *Streptopus* считаю пока возможным сохранить в составе этого семейства, но в качестве самостоятельных подсемейств *Streptopoideae* и, вероятно, *Disporoideae*. Включение в состав подсем. *Ophiopogonoideae* рода *Peliosanthes* подтверждается и данными анатомии вегетативных органов (Cutler, 1992). Предлагаемый объем семейства спаржевых в бо́льшей степени отражает структурные и экологические тенденции, свойственные порядку *Asparagales* sensu Oganezova, проблемы которого предполагаю обсудить в следующей работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комар Г. А. Сем. *Asparagaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. Однодольные. С. 99—102.

Кузенева О. И. Род *Clintonia* Raf., род *Smilacina* Desf. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 448—450.

Оганезова Г. Г. Анатомическая структура плода и семени представителей подсемейства *Asparagoideae* в связи с систематикой // Флора, растительность и растительные ресурсы АрмССР. Ереван, 1981. Вып. 8. С. 131—148.

Оганезова Г. Г. Морфолого-анатомические особенности плодовой и семенной оболочек некоторых представителей подсемейства *Melanthioideae* (*Liliaceae*) в связи с систематикой семейства // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 6. С. 772—781.

Оганезова Г. Г. Морфолого-анатомические особенности плодовой и семенной оболочек некоторых представителей подсемейства *Wurmbaeoideae* (*Liliaceae*) в связи с систематикой семейства // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 10. С. 1317—1327.

Оганезова Г. Г. Сравнительная анатомия семян и система лилейных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1989. 40 с.

Оганезова Г. Г. Особенности географического распространения лилейных и близких к ним таксонов // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Ереван, 1991. Вып. 13. С. 154—183.

Оганезова Г. Г. О структуре зародыша в родстве лилейных и возможностях ее использования в систематике // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 9—23.

Оганезова Г. Г. К вопросу о природе адаптивности структуры семян (на примере таксонов из родства лилейных) // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Ереван, 1999. Вып. 12. С. 33—38.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 352 с.

Сатарова Т. Н. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Streptopus amplexifolius* (*Asparagaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 373—378.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 434 с.

Федченко Б. А. Род *Disporum* Salisb., род *Streptopus* Rich. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 455—456.

Цветкова Л. И. Сем. *Asparagaceae* Juss. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 285—290.

Чупов В. С. Филогения и система порядков *Liliales* и *Asparagales* // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 1—12.

Arber A. *Danaë*, *Ruscus* and *Semele*: a morphological study // Ann. Bot. 1924a. Vol. 38. P. 229—260.

Arber A. *Myrsiphyllum* and *Asparagus*: a morphological study // Ann. Bot. 1924b. Vol. 38. P. 635—659.

Arber A. Monocotyledons. A morphological study. Cambridge, 1925. 163 p.

Baker J. G. Revision of the genera and species of *Asparagaceae* s. l. // J. Linn. Soc. Bot. 1875. Vol. 14. P. 508—632.

Bjornstad G. N. Comparative embryology of *Asparagoideae*, *Polygonateae*, *Liliaceae* // Nytt. Mag. Bot. 1970. Vol. 17. P. 3—4.

Brandza M. Development des teguments de la graine // Rev. Gener. Bot. 1891. Vol. 3. P. 28—33.

Cheadle V. I. Vessels in *Pontederiaceae*, *Ruscaceae*, *Smilacaceae* and *Trilliaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1970. Vol. 63. Suppl. 1. P. 45—50.

Cutler D. F. Vegetative anatomy of *Ophiopogoneae* (*Convallariaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1992. Vol. 110. P. 385—419.

Eunes A. M. Contribution to the embryology of the *Liliaceae*. IV. Gametophytes of *Smilacina stellata* // New Phytol. 1950. Vol. 49. N 2. P. 269—273.

Dahlgren R., Clifford H. T. The monocotyledons: a comparative study. London etc., 1982. 377 p.

Dahlgren R., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of the Monocotyledons. Berlin etc., 1985. 520 p.

Engler A., Prantl K. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1888. T. II. 5 Abt. 162 S.

Huber H. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhaltnisse der Liliifloren // Mitt. Bot. Staatsamml. Munchen, 1969. Bd 8. H. 2. S. 219—538.

Hume H. H. The *Ophiopogon—Liriope* complex // Baileya. 1961. Vol. 9. N 4. P. 135—158.

Hutchinson J. The families of flowering plants. II. Monocotyledons. London, 1934. 243 p.

Hutchinson J. The families of flowering plants. London, 1973. 968 p.

Krause K. Liliaceae // A. Engler, K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig. 1930. Aufl. 2. 15 Abt. S. 227—368.

Lindley J. The vegetable kingdom. London, 1853. 908 p.

Mahabale T. S., Inamdar A. C. Morphology and embryology of *Asparagus virgatus* Baker // Proc. Indian. Acad. Sci. 1975. Vol. 81. N 4. P. 162—169.

Monocots II. Abstracts. (Includ. Extra Abstracts). Sydney, 1998. 96 p.

Obermeyer A. A. Protoasparagus Ober., nom. nov. new combination // South. Afr. J. Bot. 1983. Vol. 2. N 3. P. 243—244.

Obermeyer A. A. Revision of the genus *Myrsiphyllum* Wild. // Bothalia. 1984. Vol. 15. N 1-2. P. 77—88.

Oganezova G. H. On the modern position of the phylogeny and taxonomy of *Liliaceae* sensu Engleri // Monocots II. Abstracts. Extra Abstracts. Sydney, 1998. P. 98.

Pahuja A. N., Kumar V. Embrio sac development, cytology and systematic position of *Clintonia* // Phytomorphology. 1970. Vol. 45. N 2. P. 175—187.

Prychid C. J., Rudall P. J. Calcium oxalate crystals in Monocotyledons // Monocots II. Abstracts. Sydney, 1998. P. 45.

Rao P. R., Kaur A. Embryology and systematic position of *Ophiopogon intermedius* // Proc. Indian Nat. Sci. Inst. 1979. Vol. 45. N 2. P. 175—438.

Robbins W., Borthwick H. Development of the seed of *Asparagus officinalis* // Bot. Gaz. 1925. Vol. 80. P. 426—438.

Schlittler J. Die Systematische Stellung von *Petermannia* F. Muell. und ihre phylogenetischen Beziehungen zu den *Luzuriagoideae* Engl. und den *Dioscoreaceae* Lindl. // Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich. 1949. Bd 94. N 1. S. 1—28.

Schlittler J. Gattung *Eustrephus* und *Geitonoplesium* // Ber. Schweiz. Bot. Gaz. 1951. Bd. 61. S. 7—239.

Schulze W. Beitrage zur Taxonomie der Liliifloren. X *Asparagaceae* // Wiss. Ztschr. Friedrich-Shiller Univ. Jena. 1982. Math.-Nat. R. Bd 31. H. 2. S. 309—330.

Stenar H. Embryologische und zytologische Beobachtungen uber *Maianthemum bifolium* und *Smilacina stellata* // Arkiv for Bot. 1934. 26a. N 8. S. 20.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Therman H. Cytotaxonomy of tribe *Polygonateae* // Amer. J. Bot. 1956. Vol. 43. N 2. P. 134—142.

Thorne R. An update phylogenetic classification of the flowering plants // Aliso. 1992. Vol. 13. N 2. P. 365—389.

Utech F., Kawano S. Biosystematic studies on *Disporum* (*Liliaceae* — *Polygonateae*). Floral biology of *D. sessile* and *D. smilacinum* // Bot. Mag. Tokyo. 1976a. Vol. 89. N 1015. P. 17—19.

Utech F., Kawano S. Biosystematic studies on *Maianthemum* (*Liliaceae* — *Polygonateae*). Floral anatomy of *M. dilatatum*, *M. bifolium* and *M. canadense* // Bot. Mag. Tokyo. 1976b. Vol. 89. N 1015. P. 23—25.

Yeo P. F. A contribution to the taxonomy of the genus *Ruscus* // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 3. P. 237—264.

Институт ботаники НАН
Республики Армения
Ереван

Получено 16 IX 1996

SUMMARY

A way of the *Asparagaceae* family volume solution is suggested. The results of fruit and seed structure study led to the division of genera studied here into 8 groups. Some of these groups are similar to the families separated from the *Asparagaceae* s. l. However the data on embryology, karyology and morphology of these genera are often contradictory. At the same time they have general morphogenetic tendencies and parallels in specialization. It is suggested that conserving *Asparagaceae* family with subfamilies *Asparagoideae*, *Ruscoideae*, *Convallarioideae*, *Ophyopogonoideae*, *Streptopoideae* and probably *Disporoideae* takes off the contradictions mentioned above and explains morphological similarities among these genera. The validity of *Lusuriagaceae* family separating is proved.

УДК 581.824 : 581.821 : 582.61

© В. М. Еремин, Ю. Ф. Рой

ФОРМИРОВАНИЕ ТКАНЕЙ КОРЫ ОДНОЛЕТНИХ СТЕБЛЕЙ ДРЕВЕСНЫХ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

V. M. YEREMIN, Yu. F. ROI. BARK TISSUES FORMATION OF ONE-YEAR STEM OF WOODY PLANTS

На примере 10 видов древесных покрытосеменных растений прослежено сезонное развитие коры в однолетних стеблях взрослых деревьев. Выявлены общие закономерности и видоспецифические особенности этого процесса.

Ключевые слова: кора, первичные волокна, первичная кора, перидерма, период формирования, флоэма, эпидерма.

Изучение процессов роста и развития растений — одна из центральных проблем в биологии. Одним из направлений таких исследований является изучение формирования структуры стебля растений в естественных условиях.

Дифференциация отдельных элементов тканей стебля нашла отражение в крупных сводках (Шамбетов, 1960; Эсау, 1969; Гамалей, 1972, 1981, 1994; Курсанов, 1976; Васильев, 1977; Лебеденко, Яценко-Хмелевский, 1984). Многочисленные зарубежные работы, отражающие дифференциацию элементов стебля, обобщены К. Эсау (1969). В последние годы проведено изучение структуры коры представителей крупных семейств покрытосеменных: ивовых (Малыченко, 1986; Еремин, 1996а), маслинных (Еремин, 1996б), березовых (Еремин, Нитченко, 1996), вересковых (Бойко и др., 1997), розоцветных (Lotova, Timonin, 1998), жимолостных (Нилова, 1998).

Анализ этих и многочисленных других работ, выполненных в большинстве случаев на одном—двух видах, позволяет сделать заключение, что общая схема строения коры однолетних стеблей не отличается значительным разнообразием. У однолетних стеблей взрослых деревьев можно выделить 4 основных типа коры:

1) без перидермы (*Ficus carica* L., *Acer negundo* L.);
2) с перидермой, закладывающейся субэпидермально (большинство видов);
3) с перидермой, формирующейся между первичной корой и первичной флоэмой (некоторые вересковые);
4) без четко выраженной колленхимы.

Однако наличие общих черт в структуре коры не исключает многочисленных специфических особенностей, имеющих диагностическое значение.

Исследований, посвященных процессам развития коры, практически нет. В. И. Спесивцевой (1983) исследован процесс развития коры у сеянцев древесных растений. Но различие в общем возрасте сеянцев и однолетних стеблей взрослых деревьев не может не сказаться на структуре коры, так как камбий сеянцев и однолетних стеблей взрослых деревьев отличается характером своей деятельности (Лебеденко, Яценко-Хмелевский, 1984). Для голосеменных установлено, что общий возраст не оказывает влияния на гистологический состав, но влияет на время формирования и степень развития тканей (Попова, 1984; Еремин, Попова, 1987). На примере некоторых кавказских видов З. А. Новрузова (1977) проследила процесс формирования однолетних стеблей взрослых деревьев, но анатомический аспект ею разработан весьма схематично.

Отрывочность и немногочисленность данных о сезонной динамике стебля и систем его тканей и побудили нас провести более детальное изучение процесса формирования коры.

Материал и методика

Процесс формирования коры изучали на примере 10 видов, относящихся к 9 семействам: *Corylus avellana* L. (*Betulaceae*); *Juglans regia* L. (*Juglandaceae*); *Populus tremula* L. (*Salicaceae*); *Malus domestica* Borkh., *Sorbus aucuparis* L. (*Rosaceae*); *Robinia pseudoacacia* L. (*Fabaceae*); *Acer saccharinum* L., (*Aceraceae*); *Aesculus hippocastanum* L. (*Hippocastanaceae*); *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. (*Oleaceae*); *Catalpa speciosa* (Warder ex Barney) Warder ex Engelm (*Bignoniaceae*).

Различное систематическое положение и принадлежность к разным экологическим группам дали возможность сравнить виды, неодинаковые по отношению к фотопериоду, а в пределах одной группы сравнить растения из разных географических регионов.

Весь материал собирали в окрестностях г. Бреста (агробиостанция Брестского государственного университета (БрГУ), парковые насаждения, прилегающие массивы Брестского лесхоза). С 1991 по 1995 г. формирующиеся стебли текущего года с 3 модельных деревьев каждого вида отбирали в средней части кроны с западной стороны. Возраст деревьев составлял 20—40 лет, только у *Corylus avellana* он равнялся 15 годам. Отбор производили с момента распускания почек через каждые 10 сут в течение всего вегетационного сезона. Стебли целиком фиксировали в спирте и выдерживали не менее 7 дней в смеси спирта и глицерина для уплотнения тканей. Формирующиеся стебли собирали с одних и тех же деревьев, которые были нормально развиты, не имели внешних признаков повреждения и болезней.

Поскольку в разные годы начало периода вегетации не совпадало по времени, то в тексте для всех заметных изменений структур даны не конкретные календарные даты, а указан период между началом роста и появлением тех или иных изменений.

Срезы 10—30 мкм толщ. готовили из средней части каждого междоузлия на санном микротоме с замораживающим столиком. Микрообразцы помещали в воду на 25—30 мин, чтобы спирт диффундировал в растворитель, после чего объект легче подвергался заморозке и прочнее удерживался на столике. Затем срезы окрашивали регрессивным способом, помещая в спиртовые растворы сафранина и нильского синего, и проводили через растворы спиртов разных концентраций (50, 75, 96 % и абсолютный спирт). На следующем этапе срезы обрабатывали карболксилолом и ксилолом, после чего помещали в канадский бальзам. Таким образом, использовали методику, общепринятую в анатомии растений (Прозина, 1960). Постоянные препараты готовили только из срезов, полученных из образцов одной модели. Срезы двух других моделей каждого вида использовали в качестве временных препаратов для контроля.

Для описания отдельных элементов участки ткани подвергали мацерации. Из фиксированного материала нарезали пластинки не толще 1.5 мм, которые помещали на 24 ч в смесь растворов, состоящую из 100 мл раствора азотной кислоты и 40 мл насыщенного при 20 °С раствора бихромата калия, затем выдерживали 3—5 мин в 5 %-ном растворе соляной кислоты и промывали водой. Ткань, прошедшую такую обработку, помещали на предметное стекло и расчленяли с помощью препаровальной иглы.

Анализ исследуемых объектов проводили на световых микроскопах Биолам Р-15, С-11, Л-212 в проходящем свете. Измерения осуществляли с помощью винтового окуляр-микрометра МОВ-1-15.

Часть измерений подвергали математической обработке методом вариационных рядов. Для этой цели проводили 25 или 49 (в зависимости от варьирования признака) измерений. Затем находили среднюю величину ($M_{ср}$). После чего рассчитывали среднее квадратичное отклонение (G), коэффициент вариации (C) и ошибку средней величины (m_x). Помимо названных величин находили достоверность средней величины (D_M), показатель точности (P) и в случаях обработки одного и того же признака растений, обитающих в разных условиях, — достоверность различий между двумя средними (t) (Зайцев, 1990).

Результаты и обсуждение

Кора однолетних стеблей исследованных видов в конце вегетационного сезона характеризуется следующей топографией тканей. Снаружи стебель покрыт отмершей эпидермой, под которой располагается перидерма. Ее феллодерма почти неотличима от колленхимы, которая переходит в паренхиму первичной коры, граничащей с механическими элементами первичного происхождения, образующими механическое кольцо. Под ним заметны элементы первичной флоэмы и кольцевой пояс вторичной флоэмы.

В основании почки перед ее распусканием уже хорошо заметны эпидерма, паренхима первичной коры и открытые коллатеральные проводящие пучки, содержащие как вторичные, так и первичные проводящие ткани. В верхней части почки пучки прокамбиальные. Следовательно, развитие коры в течение сезона будет сочетать в себе как процессы образования вторичных и первичных элементов и тканей (перидерма, механическое кольцо, вторичная флоэма), так и процессы дифференциации первичных тканей, имеющихся уже в почке.

Вторичная флоэма начинает формироваться на очень раннем этапе развития стебля до момента образования сплошного камбиального кольца уже в границах проводящих пучков (рис. 1). В литературе до сих пор нет единого мнения о соотношении темпов формирования флоэмы и ксилемы. Анализ полученных нами данных позволяет заключить, что этот процесс происходит у разных видов неодинаково. Тем не менее можно выделить 3 группы видов.

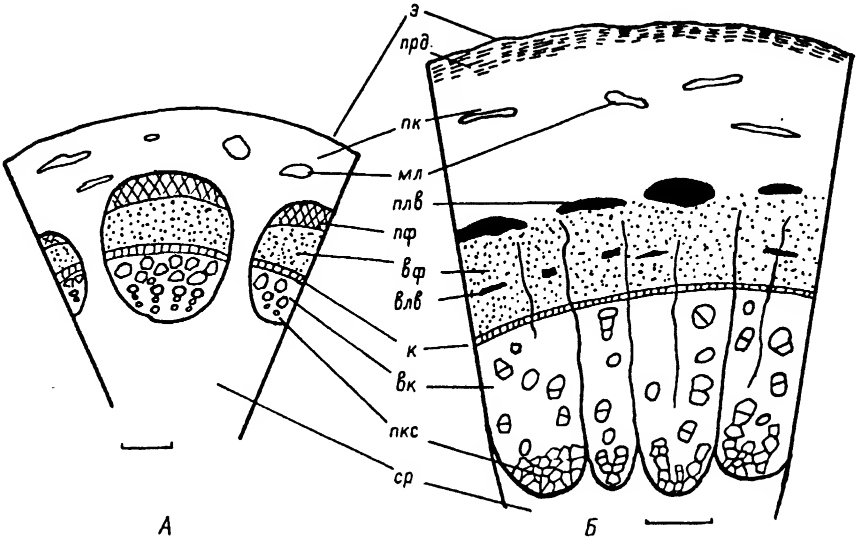

Рис. 1. Поперечный срез стебля *Acer saccharinum* в момент распускания почки (*А*) и спустя 30 сут после начала роста (*Б*).

влв — вторичные лубяные волокна, *вф* — вторичная флоэма, *к* — камбий, *мл* — млечники, *пк* — первичная кора, *пкс* — первичная ксилема, *плв* — первичные лубяные волокна, *прд* — перидерма, *пф* — первичная флоэма, *ср* — сердцевина, *э* — эпидерма. Масштабная линейка: *А* — 30 мкм, *Б* — 70 мкм.

1. Виды, у которых флоэма формируется интенсивнее ксилемы (*Robinia pseudoacacia*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Malus domestica*, *Juglans regia*). Однако это происходит непродолжительное время. Обычно уже спустя 15—20 мин интенсивность формирования ксилемы резко возрастает и скорость этих процессов выравнивается. У *Juglans regia* спустя 10 сут после формирования сплошного камбиального кольца наблюдается резкое повышение темпов формирования ксилемы.

2. Виды, у которых более интенсивное формирование ксилемы наблюдается с самого начала роста стебля. Особенно ярко это выражено у *Aesculus hippocastanum* и *Catalpa speciosa*. У последнего, например, спустя 10—12 сут после начала роста в первом междоузлии ширина древесины составляет 1500 мкм, а луба — всего 125. Во втором же междоузлии ширина древесины вдвое больше ширины луба, а в третьем — на одну треть. У *Robinia pseudoacacia* и *Corylus avellana* темпы формирования ксилемы ненамного выше темпов формирования флоэмы.

3. Виды, у которых темпы формирования вторичной флоэмы и ксилемы одинаковы (*Populus tremula*, *Acer saccharinum*).

Для всех исследованных видов справедливы 2 закономерности.

а) Короткий период формирования флоэмы — от 2 недель у *Malus domestica* и *Corylus avellana* до 30 сут у других видов. Однако у *Juglans regia* и *Acer saccharinum* этот процесс длится несколько дольше.

б) Резкое повышение темпов формирования ксилемы после окончания формирования флоэмы. У *Acer saccharinum*, например, после 3 недель роста стебля в последующую десятидневку ширина древесины увеличивается в 3—4 раза. В табл. 1 приводятся данные об изменении ширины флоэмы *Robinia pseudoacacia* в течение сезона. Отметим, что увеличение абсолютного значения ширины этой ткани через 1 мес после образования камбиального кольца происходит не за счет новообразования новых элементов, а в результате разрастания ранее отложенных. В литературе (Эсау, 1969) отмечалось давно, что дифференциация элементов происходит не сразу после деления камбиальной инициали. Каждая из производных камбиальных клеток первоначально претерпевает несколько делений и только потом начинает специализироваться.

Интересно отметить и тот факт, что в каждом вновь формирующемся последующем междоузлии период образования флоэмы остается таким же, как и в первом, что характерно для всех видов и что можно проследить на примере *Robinia pseudoacacia* (табл. 1). По мере нарастания ксилемы и флоэмы элементы последней в силу своей тонкостенности и периферического положения подвергаются значительным изменениям. Прежде всего наблюдается дилатация вертикальной и горизонтальной паренхимы и частичная облитерация ситовидных трубок. Последнее явление у *Acer saccharinum* и *Populus tremula* происходит уже спустя 35—40 сут после начала роста стебля. Поэтому в конце вегетационного сезона у всех видов периферическая часть годичного прироста вторичной флоэмы более крупноклетная и уже частично перестает выполнять проводящую функцию.

Для вторичной флоэмы однолетних стеблей *Acer saccharinum*, *Robinia pseudoacacia*, и *Populus tremula* обычным является формирование лубяных волокон. Они заметны уже спустя 25—30 сут после начала роста, а спустя еще 10 сут оказываются полностью сформированными, т. е. стенки их достигают максимальной толщины, они лигнифицируются, полость клетки становится точечной. Через 10—15 сут после появления первых групп волокон формируются их прерывистые слои в непосредственной близости от камбия.

В окончательно сформированном стебле ширина флоэмы в абсолютном значении практически не изменяется от нижнего междоузлия к верхнему только у *Sorbus aucuparia* и *Fraxinus pennsylvanica*. У остальных видов ее ширина закономерно уменьшается, причем значительно (в 2—3 раза) у *Acer saccharinum*, *Populus tremula* и *Malus domestica*. Относительное же участие флоэмы в сложении стебля от нижнего междоузлия к верхнему или увеличивается, или практически не изменяется (табл. 2). На примере *Robinia pseudoacacia* (табл. 1) отмеченные особенности в изменении

ТАБЛИЦА 1

Динамика ширины вторичной флоэмы на поперечном срезе в ходе роста однолетнего стебля *Robinia pseudoacacia* в 1993 г.

Дата	Междоузлие												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
16 V	$\frac{200}{7.0}$												
26 V	$\frac{260}{8.0}$	$\frac{240}{8.0}$	$\frac{260}{10.0}$	$\frac{200}{9.0}$									
6 VI	$\frac{300}{7.0}$	$\frac{400}{9.0}$	$\frac{300}{7.0}$	$\frac{300}{7.5}$	$\frac{350}{9.5}$	$\frac{250}{8.0}$	$\frac{200}{6.3}$						
16 VI	$\frac{250}{5.0}$	$\frac{260}{5.0}$	$\frac{245}{5.0}$	$\frac{300}{5.5}$	$\frac{240}{4.5}$	$\frac{200}{4.5}$	$\frac{200}{6.0}$	$\frac{150}{4.5}$	$\frac{200}{6.0}$	$\frac{180}{6.0}$	$\frac{200}{7.7}$		
26 VI	$\frac{320}{5.6}$	$\frac{380}{6.9}$	$\frac{340}{6.3}$	$\frac{300}{5.8}$	$\frac{300}{5.8}$	$\frac{260}{5.4}$	$\frac{300}{6.2}$	$\frac{300}{7.5}$	$\frac{300}{9.0}$	$\frac{280}{8.2}$	$\frac{300}{8.8}$	$\frac{200}{8.0}$	
6 VII	$\frac{350}{7.4}$	$\frac{300}{5.9}$	$\frac{340}{7.2}$	$\frac{400}{8.5}$	$\frac{370}{8.0}$	$\frac{320}{7.3}$	$\frac{350}{8.7}$	$\frac{300}{7.7}$	$\frac{250}{7.8}$	$\frac{220}{7.6}$	$\frac{200}{11.0}$		
16 VII	$\frac{450}{7.5}$	$\frac{500}{8.0}$	$\frac{480}{7.9}$	$\frac{400}{7.4}$	$\frac{300}{5.0}$	$\frac{480}{8.8}$	$\frac{490}{10.2}$	$\frac{440}{9.6}$	$\frac{400}{8.7}$				
25 VII	$\frac{450}{8.1}$	$\frac{450}{8.6}$	$\frac{400}{7.6}$	$\frac{320}{7.1}$	$\frac{340}{7.2}$	$\frac{300}{6.8}$	$\frac{380}{8.4}$	$\frac{300}{7.5}$	$\frac{280}{7.0}$	$\frac{350}{10.0}$	$\frac{350}{13.0}$	$\frac{250}{16.0}$	
5 VIII	$\frac{300}{4.9}$	$\frac{220}{3.8}$	$\frac{260}{4.9}$	$\frac{280}{5.8}$	$\frac{260}{5.5}$	$\frac{240}{5.2}$	$\frac{250}{5.5}$						
15 VIII	$\frac{650}{9.7}$	$\frac{650}{9.9}$	$\frac{450}{7.7}$	$\frac{450}{8.0}$	$\frac{400}{7.7}$	$\frac{500}{9.9}$	$\frac{500}{10.6}$	$\frac{450}{9.5}$	$\frac{450}{9.8}$	$\frac{400}{9.5}$	$\frac{450}{13.2}$	$\frac{400}{14.5}$	$\frac{400}{13.0}$
25 VIII	$\frac{512}{8.5}$	$\frac{430}{6.9}$	$\frac{512}{8.2}$	$\frac{512}{9.4}$	$\frac{610}{11.0}$	$\frac{615}{10.8}$	$\frac{410}{8.9}$	$\frac{410}{8.9}$	$\frac{410}{9.7}$	$\frac{430}{10.7}$	$\frac{440}{12.0}$	$\frac{480}{13.5}$	$\frac{430}{15.0}$
6 IX	$\frac{410}{10.0}$	$\frac{600}{9.7}$	$\frac{600}{8.8}$	$\frac{600}{10.3}$	$\frac{600}{10.0}$	$\frac{600}{10.0}$	$\frac{600}{10.5}$	$\frac{600}{10.7}$	$\frac{610}{12.4}$	$\frac{600}{11.8}$	$\frac{500}{10.9}$	$\frac{400}{8.9}$	$\frac{500}{10.9}$

Примечание к табл. 1, 2. В числителе — абсолютное значение, мкм; в знаменателе — доля от диаметра междоузлия, %. Междоузлия пронумерованы в базипетальном направлении.

абсолютного и относительного содержания флоэмы в стебле наблюдаются и в течение всего вегетационного периода (во все сроки взятия образцов). Это подтверждает наличие строгой корреляции соотношения тканей в стебле как во времени (в процессе формирования), так и при достижении дефинитивной структуры. Анализируя размеры поперечников ситовидных трубок в верхнем и нижнем междоузлиях в конце вегетационного сезона (табл. 3), констатируем, что радиальные размеры у большей части видов в нижнем междоузлии значительнее, чем в верхнем (различие достоверно). У *Catalpa speciosa*, *Populus tremula* и *Corylus avellana* они одинаковы. Следовательно, различия в ширине флоэмы верхних и нижних междоузлий объясняются не только разным радиальным размером ситовидных трубок, но и меньшим их количеством в радиальном ряду. Тангентальные размеры этих элементов в верхнем междоузлии больше только у *Catalpa speciosa* и *Fraxinus pennsylvanica*, у других видов они

ТАБЛИЦА 2

Динамика ширины вторичной флоэмы на поперечном срезе в ходе роста однолетнего стебля исследованных видов

Вид	Междоузлие												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Fraxinus pennsylvanica	$\frac{508}{8.0}$	$\frac{612}{11.0}$	$\frac{612}{13.0}$	$\frac{612}{13.0}$	$\frac{508}{11.0}$								
Aesculus hippocastanum	$\frac{246}{2.50}$	$\frac{246}{2.80}$	$\frac{205}{2.70}$	$\frac{225.5}{3.0}$									
Juglans regia	$\frac{700}{9.60}$	$\frac{520}{7.70}$	$\frac{570}{8.0}$	$\frac{520}{7.4}$	$\frac{470}{7.4}$	$\frac{420}{6.9}$	$\frac{350}{6.4}$	$\frac{240}{5.1}$	$\frac{380}{8.9}$	$\frac{270}{6.8}$	$\frac{250}{6.2}$		
Robinia pseudoacacia	$\frac{410}{10.0}$	$\frac{600}{9.7}$	$\frac{600}{8.8}$	$\frac{600}{10.0}$	$\frac{600}{10.0}$	$\frac{600}{10.0}$	$\frac{600}{10.5}$	$\frac{600}{10.7}$	$\frac{610}{12.4}$	$\frac{600}{11.8}$	$\frac{500}{10.9}$	$\frac{400}{8.9}$	$\frac{500}{10.9}$
Corylus avellana	$\frac{180}{4.8}$	$\frac{240}{6.9}$	$\frac{200}{5.9}$	$\frac{200}{6.3}$	$\frac{460}{5.3}$	$\frac{160}{5.7}$	$\frac{160}{6.6}$	$\frac{160}{7.0}$	$\frac{160}{7.2}$	$\frac{160}{7.4}$	$\frac{100}{4.8}$	$\frac{50}{5.0}$	
Malus domestica	$\frac{400}{6.8}$	$\frac{430}{9.0}$	$\frac{550}{10.5}$	$\frac{400}{8.4}$	$\frac{410}{8.7}$	$\frac{380}{9.2}$	$\frac{380}{9.7}$	$\frac{310}{8.5}$	$\frac{320}{9.2}$	$\frac{310}{8.7}$	$\frac{240}{6.7}$	$\frac{240}{8.1}$	$\frac{200}{7.1}$
Populus tremula	$\frac{380}{9.5}$	$\frac{360}{10.5}$	$\frac{300}{9.2}$	$\frac{240}{8.1}$	$\frac{240}{7.8}$	$\frac{320}{11.0}$	$\frac{220}{7.8}$	$\frac{320}{12.1}$	$\frac{240}{12.5}$	$\frac{300}{12.4}$	$\frac{210}{11.3}$		
Acer saccharinum	$\frac{420}{7.6}$	$\frac{440}{9.2}$	$\frac{400}{8.6}$	$\frac{340}{7.4}$	$\frac{350}{8.3}$	$\frac{350}{8.7}$	$\frac{270}{6.9}$	$\frac{290}{8.1}$	$\frac{210}{6.6}$	$\frac{200}{6.6}$	$\frac{190}{6.9}$	$\frac{120}{5.1}$	$\frac{170}{8.5}$
Sorbus aucuparia	$\frac{360}{6.0}$	$\frac{220}{4.1}$	$\frac{250}{4.9}$	$\frac{300}{6.0}$	$\frac{200}{4.6}$	$\frac{200}{5.5}$	$\frac{300}{5.9}$						
Catalpa speciosa	$\frac{550}{6.9}$	$\frac{500}{6.5}$	$\frac{400}{5.7}$	$\frac{300}{4.3}$	$\frac{350}{5.6}$	$\frac{370}{6.0}$	$\frac{350}{7.5}$						

достоверно меньше. И только *Acer saccharinum* выделяется из всех видов большими и радиальными, и тангентальными размерами поперечников ситовидных трубок в верхнем междоузлии.

Несмотря на более интенсивные темпы формирования вторичной флоэмы на первых этапах, древесины накапливается значительно больше, но соотношение этих тканей неодинаково у основания и вершины стебля. Почти на протяжении всего стебля годичное кольцо древесины в 5—7 раз шире годичного кольца флоэмы. В самом верхнем междоузлии эта разница составляет от 4 до 2 раз, и только у *Acer saccharinum* ширина слоя флоэмы даже несколько больше, чем ксилемы. И у интродуцированных видов, растущих в наших условиях продолжительное время (*Robinia pseudoacacia*, *Catalpa speciosa*), и у видов местной флоры это явление объясняется уменьшением периода формирования древесины в каждом междоузлии, так как срок окончания активности камбия совпадает почти на всем протяжении стебля.

Механическое кольцо. Судя по литературным данным (Еремин, Нитченко, 1996; Рой, 1998а), в однолетних стеблях большинства древесных пород между первичной корой и проводящим цилиндром формируются механические элементы. Они образуют кольцо и имеют первичное происхождение. Структурно оно может быть прерывистым, состоящим только из волокон, собранных в группы по нескольку клеток (*Sorbus aucuparia*, *Catalpa speciosa*, *Populus tremula*, *Malus domestica*), или сплош-

ТАБЛИЦА 3

Размер поперечников ситовидных трубок на радиальных (А) и тангентальных срезах (Б) (мкм)

Вид	Нижнее междоузлие		Верхнее междоузлие	
	А	Б	А	Б
Fraxinus pennsylvanica	11.7±0.4	14.3±0.4	9.1±0.2	15.4±0.6
Aesculus hippocastanum	18.2±0.6	20.1±0.7	14.9±0.5	16.7±0.4
Juglans regia	14.3±0.5	15.4±0.5	12.5±0.4	11.8±0.4
Robinia pseudoacacia	14.7±0.4	15.3±0.6	10.9±0.3	11.1±0.3
Corylus avellana	10.0±0.5	23.0±0.7	10.0±0.3	13.0±0.3
Malus domestica	15.0±0.4	16.0±0.5	7.7±0.2	11.0±0.3
Populus tremula	14.3±0.5	19.1±0.8	14.5±0.3	15.0±0.4
Acer saccharinum	11.0±0.3	13.2±0.3	17.5±0.5	22.6±0.6
Sorbus aucuparia	13.5±0.3	17.4±0.6	9.1±0.3	11.5±0.4
Catalpa speciosa	14.8±0.4	17.5±0.6	14.4±0.4	21.3±0.5

ным, состоящим из групп волокон и склереид (*Corylus avellana*, *Acer saccharinum*, *Juglans regia*, *Aesculus hippocastanum*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Robinia pseudoacacia*).

В формировании механических элементов у исследованных видов отмечается больше общих закономерностей, чем специфических. Для всех исследованных видов характерно очень раннее появление волокон — обычно в первые 10—15 сут после начала роста. Через 10—15 сут после их появления они оказываются полностью сформированными: толщина стенки достигла максимальной величины, полость точечная, степень лигнификации сильная (рис. 2). У разных видов эти показатели отличаются незначительно. Появившись в первом—втором нижних междоузлиях, волокна не вычленяются в последующих в течение 25—30 сут. Затем сразу дифференцируются во всех междоузлиях, за исключением 1—2 последних. Период дифференциации механических элементов в каждом междоузлии одинаков.

В процессе развития стебля на каждую конкретную дату отмечается или увеличение ширины кольца снизу вверх, или его ширина выдерживается более или менее постоянной. Но относительное участие механического кольца в сложении стебля

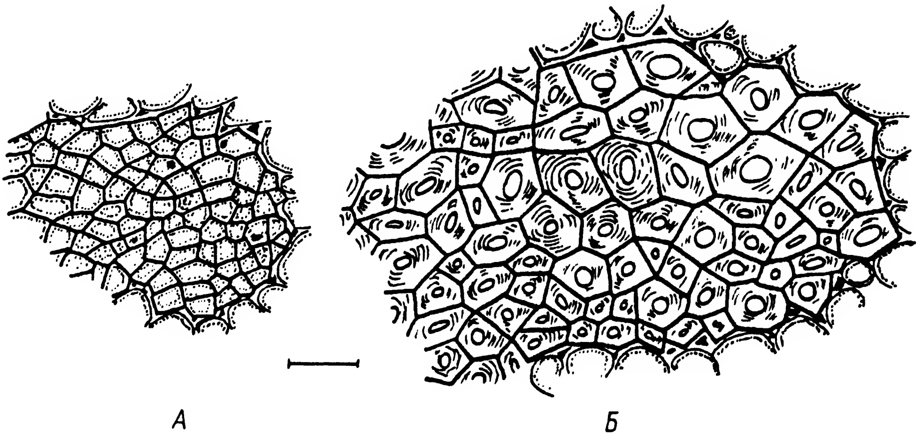

Рис. 2. Поперечный срез стебля *Catalpa speciosa*.

А — группа инициалей лубяных волокон через 14 сут после начала роста, *Б* — группа первичных лубяных волокон через 35 сут после начала роста. Масштабная линейка — 30 мкм.

увеличивается от нижнего междоузлия к верхнему как на протяжении всего периода роста, так и в сформированных стеблях разных видов.

В сформированных стеблях у одних видов наибольшая ширина кольца присуща почти всем междоузлиям, за исключением самых нижних и верхних (*Corylus avellana*, *Juglans regia*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*), у других она увеличивается к верхним междоузлиям (*Catalpa speciosa*, *Robinia pseudoacacia*). В процессе формирования у видов, имеющих гетерогенное кольцо, первыми образуются волокна. Спустя 2—3 недели после появления волокон образуются склереиды и кольцо становится сплошным. Максимальной ширины (180—200 мкм) кольцо достигает уже к середине июня. Его появление одновременно почти на всем протяжении годичного прироста и в течение довольно короткого периода должно оцениваться с двух точек зрения. С одной стороны, кольцо повышает механическую прочность стебля, так как вторичная древесина еще находится в процессе формирования и слабо лигнифицирована; с другой — оно является защитным барьером против внедрения вредителей.

Первичная кора, являясь, как и сердцевина, основной тканью, и имея с ней единое происхождение, претерпевает в процессе развития более многообразные изменения, чем сердцевина. На первых этапах формирования стебля она занимает до 40 % его диаметра, но уже в первые 10 сут ее участие снижается до 4—10 %. В сформировавшихся стеблях у всех исследованных видов, за исключением *Sorbus aucuparia*, она от основания к верхнему междоузлию закономерно уменьшается. В самом верхнем междоузлии этого вида ее даже больше. Ее участие в сложении стебля от основания к вершине повышается у *Corylus avellana*, *Malus domestica*, *Robinia pseudoacacia*, *Acer saccharinum*, *Aesculus hippocastanum*. Уменьшается участие первичной коры у *Juglans regia*, *Robinia pseudoacacia*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Catalpa speciosa*. В процессе развития стебля эта ткань испытывает давление в центробежном направлении (сжатие) и растяжение в тангентальном (по окружности). Увеличение площади, занимаемой этой тканью, происходит как за счет разрастания клеток, так и их деления. Растяжению в большей степени подвергаются клетки первичной коры в нижних междоузлиях (их диаметр по окружности возрастает по сравнению с первоначальным в 3—5 раз). Почти не растягиваются клетки в первичной коре верхних междоузлий, так как разрастание стебля в них незначительное. Во всех междоузлиях, достигнув максимальной ширины в первые 10—20 сут развития, она в дальнейшем мало изменяется. Такая же закономерность прослеживается и в изменении степени развития первичной коры в одном междоузлии на протяжении всего срока развития. Только в последних двух междоузлиях ее ширина может уменьшаться.

Кристаллы оксалата кальция отмечены уже с самого начала развития стебля, а к концу вегетационного периода их количество заметно возрастает. Практически у всех видов наблюдается склерификация отдельных клеток кортекса, однако в течение первого года склереиды не образуют групп.

Хорошо заметные на начальном этапе млечники в первичной коре *Acer saccharinum* и танидоносные клетки у *Robinia pseudoacacia* увеличиваются в размерах. После распускания почки в клетках первичной коры формируются хлоропласты, количество которых по мере развития стебля не уменьшается. Степень насыщенности ими очень высокая, но заметно ниже, чем насыщенность клеток листа. Поэтому мы склонны считать, что основной функцией этой ткани является ассимиляционная, а запасающая и защитная — второстепенные. Часть клеток с возрастом отмирает, однако это явление в большей степени присуще нижним междоузлиям, чем верхним. В верхних междоузлиях облик первичной коры такой же, какой она имеет в нижних междоузлиях в самом начале развития стебля.

Только у *Acer saccharinum* на первых этапах развития очень хорошо выражена эндодерма в виде одного слоя тонкостенных, но более крупных клеток, прилегающих к проводящим пучкам и содержащих многочисленные крахмальные зерна.

Переход между первичной корой и колленхимой постепенный. Колленхима довольно однотипна у всех исследованных видов. Возрастные изменения в ее клетках сводятся к равномерному утолщению стенок, некоторому разрастанию и вытягиванию в тангентальном направлении.

Перидерма. Известно, что одним из наиболее ранних возрастных изменений в стеблях древесных растений является замена первичной покровной ткани — эпидермы вторичной — перидермой. У исследованных нами видов феллоген закладывается субэпидермально или из клеток паренхимы первичной коры (*Fraxinus pennsylvanica*), или из клеток колленхимы (у всех видов, где она выражена). Самое раннее вычленение феллогена наблюдается у *Populus tremula* — спустя 7—15 сут после начала роста. Самое позднее — у *Acer saccharinum* и *Juglans regia* — спустя 40—50 сут после начала роста. У остальных видов период между распусканием почки и вычленением феллогена составляет от 20 до 35 сут.

Поскольку до момента вычленения феллогена в стебле формируется уже несколько междоузлий, то интересно было проследить время появления вторичной покровной ткани по высоте стебля. За исключением *Fraxinus pennsylvanica* и *Corylus avellana*, феллоген вычленяется одновременно во всех междоузлиях, имеющихся к этому времени, за исключением 2—3 самых верхних. У *Fraxinus pennsylvanica* феллоген закладывается во всех междоузлиях сразу, а у *Corylus avellana* — вначале только в первых двух, а спустя 10 сут после этого — во всех. За исключением *Acer saccharinum* и *Corylus avellana*, у которых феллоген формируется локально, у остальных видов его вычленение происходит почти одновременно по всей окружности стебля. В результате деления феллогена первой формируется феллодерма, но количество ее невелико: не более 2 слоев у всех видов.

Самым длительным периодом формирования пробки с момента вычленения феллогена обладают *Catalpa speciosa* и *Acer saccharinum* — 3—3.5 мес. Самый короткий период развития этой ткани наблюдается у *Robinia pseudoacacia* и *Juglans regia* — 15—20 сут. У остальных видов этот период составляет 25—45 сут. Таким же периодом формирования перидермы характеризуются и некоторые голосеменные (Рой, 1998б). После этого пробка количественно до конца сезона практически не увеличивается. Следует заметить, что длительность периода достижения дефинитивного состояния этой ткани во всех междоузлиях примерно одинакова, т. е. независимо от даты вычленения феллогена в разных междоузлиях стебля этот период остается одинаковым. Несколько меньшим он может быть только в самом верхнем междоузлии. Нарастание пробки в составе перидермы у всех видов происходит более или менее равномерно с момента появления феллогена. И только у *Acer saccharinum* наблюдается в процессе формирования 2 толчка. Отложив 1—2 слоя пробки, феллоген как бы замирает, и только спустя 2.5 мес он очень интенсивно откладывает остальные слои.

Количество слоев пробки (самое большое у *Robinia pseudoacacia*, *Aesculus hippocastanum* и *Corylus avellana* — от 10 до 16) более или менее равное: 4—8 (*Fraxinus pennsylvanica*, *Catalpa speciosa*, *Juglans regia*, *Populus tremula*) остается одинаковым во всех междоузлиях, за исключением 1—2 самых верхних. В них обычно на 1—2 слоя пробки меньше, чем во всех остальных. Всего 2—4 слоя пробки имеют *Sorbus aucuparia* и *Malus domestica* во всех междоузлиях. Ширина пробки одинакова во всех междоузлиях и колеблется от 100 мкм у *Acer saccharinum* до 300 у *Catalpa speciosa*. Только у *Corylus avellana* и *Catalpa speciosa* она значительно меньше (примерно на 30 %) в самом верхнем междоузлии по сравнению с остальными. Постоянство ширины этой ткани на всем протяжении стебля при некотором уменьшении количества клеток в радиальном ряду у отдельных видов объясняется тем, что в верхних междоузлиях клетки феллемы практически не деформированы.

При почти одинаковой ширине перидермы на всем протяжении стебля ее участие в его составе от основания к вершине резко возрастает (в 1.5—2.0 раза). В процессе формирования перидермы у некоторых видов наблюдается дифференциация пробки. У *Fraxinus pennsylvanica* деформируется пробка, прилегающая к феллогену, а наружные слои не сминаются. У *Robinia pseudoacacia*, наоборот, сильно деформируются 3—4 периферических слоя. То же наблюдается и у *Acer saccharinum*, только значительно позже — спустя 3.5 мес после начала отложения пробки и то только в

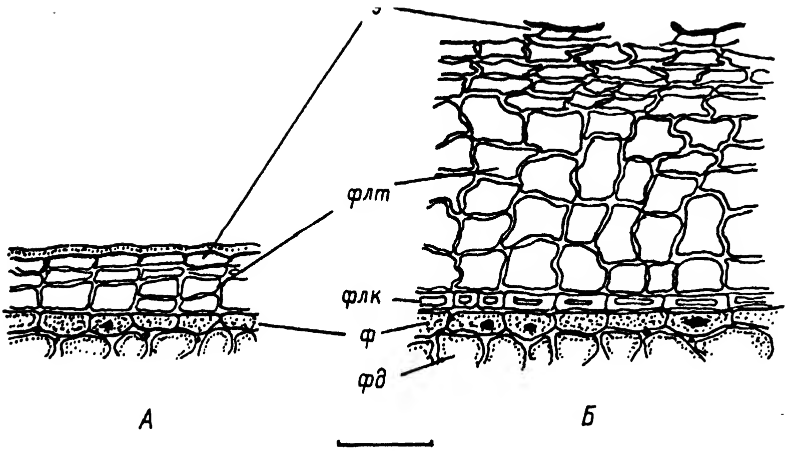

Рис. 3. Перидерма на поперечном срезе развивающегося стебля *Catalpa speciosa* спустя 30 (*А*) и 90 сут (*Б*) после начала роста.

ф — феллоген, *фд* — феллодерма, *флк* — каменистая феллема, *флт* — тонкостенная феллема, *э* — эпидерма. Масштабная линейка — 100 мкм.

нижних междоузлиях. Лишь у *Catalpa speciosa* спустя 3.5 мес после вычленения феллогена в 2 нижних междоузлиях, в 2 слоях клеток, прилегающих к феллогену, сильно и равномерно утолщаются стенки почти до полной потери просвета и лигнифицируются (рис. 3). Феллодерма в процессе роста стебля не увеличивается по числу слоев, ее изменения сводятся к некоторому растяжению клеток в тангентальном направлении.

Анализ процесса развития перидермы в однолетних стеблях разных видов позволяет сказать, что, за исключением особенностей, подчеркивающих видовую специфичность этого процесса, в целом он подчиняется общим закономерностям. К ним можно отнести: субэпидермальное заложение феллогена и почти одновременное его появление в разных междоузлиях; краткий период формирования ткани как в отдельных междоузлиях, так и в стебле в целом; увеличение мощности пробки по числу слоев и по ширине; изменение степени участия этой ткани в сложении стебля от нижних междоузлий к верхним.

Эпидерма, сформировавшись на самых ранних этапах развития стебля, претерпевает, пожалуй, наименьшие изменения. Объясняется это прежде всего кратковременностью ее функционирования: она отмирает с появлением первых слоев пробки. За 30—40 сут существования в ней несколько утолщаются стенки, формируется довольно мощный слой кутикулы, толщина которого иногда превышает ширину эпидермы. Именно кратковременность функционирования эпидермы и обусловливает отсутствие в ней устьиц у всех исследованных нами видов. Очень рано вместе с основными эпидермальными клетками отмирают и трихомы (там, где они есть), оставаясь на стебле лишь в самых верхних междоузлиях.

Заключение

Таким образом, развитие такого сложного комплекса тканей, как кора, у растений, разных по таксономическому положению и экологии, подчиняется общим закономерностям. Наиболее важными из них являются: раннее наступление процесса формирования тканей (одновременно с ростом), короткие сроки формирования первичных и вторичных тканей (перидерма, вторичная флоэма, механические элементы), одинаковый временной период формирования тканей в каждом междоузлии, повышение содержания оксалата кальция к концу вегетации.

Специфическими для формирования коры у разных видов являются: различные сроки дифференциации тканей, степень их развития в одних и тех же условиях, формирование механических элементов в первичной коре и вторичной флоэме, гистологический состав механического кольца.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бойко В. И., Еремин В. М., Рой Ю. Ф. Анатомическое строение коры некоторых вересковых. М., 1997. 200 с. Деп. в ВИНИТИ 28.11.97, № 3470—В97.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Гамалей Ю. В. Цитологические основы дифференциации ксилемы. Л., 1972. 145 с.

Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. 1. Ситовидные элементы // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 8. С. 1081—1098.

Гамалей Ю. В. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура и функции. СПб., 1994. 80 с.

Еремин В. М. Сравнительная анатомия коры древовидных ив и тополей // Матер. Междунар. конф.: Современные проблемы анатомии растений. Брест, 1996а. С. 18.

Еремин В. М. Анатомия коры некоторых видов сем. Маслинных. М., 1996б. Деп. в ВИНИТИ 21.02.96, № 578—В96.

Еремин В. М., Нитченко Н. Д. Анатомия коры представителей сем. Березовых. М., 1996. 99 с. Деп. в ВИНИТИ 10.12.96, № 3602—В96.

Еремин В. М., Попова А. Р. Сезонная динамика коры сосны обыкновенной. М., 1987. 13 с. Деп. в ВИНИТИ 22.05.87, № 3703—В87.

Зайцев Н. Г. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 294 с.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.

Лебеденко Л. А., Яценко-Хмелевский А. А. Камбий и его цитологические особенности. Л., 1984. 52 с.

Малыченко Е. В. Анатомия коры ив средней полосы европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 22 с.

Нилова М. В. Анатомия коры представителей сем. *Caprifoliaceae* Juss. в связи с вопросами систематики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 18 с.

Новрузова З. А. Формирование органов вегетативного побега древесных и кустарниковых растений в связи с условиями среды. Баку, 1977. 141 с.

Попова А. Р. Сезонная динамика структуры коры однолетних стеблей у сеянцев и взрослых деревьев // 1-я Всесоюз. конф. по анатомии растений. Л., 1984. С. 134.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Рой Ю. Ф. Анатомическая структура однолетних стеблей взрослых деревьев и ее сезонная динамика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1998а. 17 с.

Рой Ю. Ф. Формирование однолетнего стебля *Pinus sylvestris* L. и *Picea pungens* Englem. *Pinaceae*) // Веснiк Брэсцкага унiверсiтэта, 1998б. № 4. С. 60—69.

Спесивцева В. И. Развитие анатомической структуры коры у сеянцев древесных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1983. 20 с.

Шамбетов С. Ш. Перидерма коры стеблей. Современное состояние сведений об этой ткани // Изв. АН КиргССР. Сер. биол. наук. 1960. Т. 2. Вып. 3. С. 91—120.

Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.

Lotova L. I., Timonin A. K. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 1. *Spiraeoideae—Spiraeeae* // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 16—27.

Брестский государственный университет
Беларусь

Получено 27 I 1999

SUMMARY

The seasonal bark development of annual stems is observed in 10 species of woody plants. Common and specific features of this process are shown.

УДК 581.524.441

© Е. Б. Поспелова

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ И КЛАССИФИКАЦИЯ ЭКОТОПОВ РАЙОНА ОЗЕРА ЛЕВИНСОН-ЛЕССИНГА (ГОРЫ БЫРРАНГА, ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ТАЙМЫР)

E. B. POSPELOVA. THE ECOLOGICAL ANALYSIS OF VASCULAR FLORA AND CLASSIFICATION OF ECOTOPES OF LEVINSON-LESSING LAKE REGION (BYRRANGA MOUNTAINS, CENTRAL TAIMYR)

Проведен экологический анализ флоры сосудистых растений (263 вида) участка горной территории Центрального Таймыра по 4 ведущим факторам — увлажнению, дисперсности грунта, богатству почвы и условиям снегового укрытия. На основе экологических свойств и фитоценотической приуроченности видов выделена 21 эколого-ценотическая группа (горные, тундровые, луговые, болотные виды с разной амплитудой). Построена схема классификации типов экотопов ранга фации — урочища с учетом данных экологического и эколого-ценотического анализа, за основной фактор принят интегральный показатель уровня летней теплообеспеченности, дальнейшее подразделение проводилось по другим факторам.

Ключевые слова: горные тундры, Таймыр, флора сосудистых растений, типы экотопов, классы экотопов, экологический анализ флоры, эколого-ценотический анализ флоры, географический анализ флоры, эколого-ценотические группы.

Флористическое разнообразие любой территории обусловлено рядом причин, среди которых одной из наиболее важных является количество экологически различающихся местообитаний (экотопов) и разнообразие степени проявления факторов среды в их пределах и между ними. Флористическое богатство сообществ отдельных экотопов (альфа-разнообразие) обусловлено экологической неоднородностью последних на микро- и наноуровне, флористическая специфика экотопов и различия между ними (бета-разнообразие) — экологической неоднородностью на мезо- и макроуровне, т. е. различиями по градиенту экосистем (Уиттекер, 1980). Определяющим фактором распределения экологических градиентов в Арктике, где их малейшие колебания могут влиять на состав и структуру сообществ, является рельеф. Наибольшее влияние имеет он в горной части, где смена высот и экспозиций, крутизны склонов и формы вершин обусловливают крайнее экологическое разнообразие местообитаний. Большую роль играют также состав породы и степень ее выветрелости, изменяющаяся по мере развития криогенных и эрозионных процессов (наличие и мощность рыхлого чехла).

Сформированные деятельностью морфогенетических (в Арктике в основном криоморфогенетических) процессов местообитания («энтопии») заселены видами растений с экологическими потребностями, соответствующими условиям, сложившимся здесь под влиянием этих процессов. Исходя из этого, типизировать эти местообитания можно либо на литогенно-субстратной основе, как это делает Ю. П. Кожевников (1996), выделяя ландшафтные экофоны, либо на основе градиентного анализа, т. е. уже исходя из степени проявления экологических факторов, первично обусловленных характером рельефа и субстрата и в свою очередь влияющих на состав их парциальных флор.

Систематизация экотопов может проводиться разными путями, принимая за основу либо свойства их растительности и флоры, либо то же в сочетании со свойствами местоположения, либо свойства местоположения (Юрцев, 1994). Большинство авторов, проводивших исследования в этом направлении, придерживались первого и второго пути (Галанин, 1973; Марина, 1987; Хитун, 1989, 1994).

Я попыталась систематизировать набор экотопов территории окрестностей оз. Левинсон-Лессинга (центральная часть гор Бырранга, Таймыр, 73°30′ с. ш., 98°35′ в. д.), основываясь на свойствах местоположения, поскольку в условиях горной Арктики роль биоты далеко не во всех случаях является трансформирующей по отношению к абиотической среде в отличие от равнинных тундр. Поэтому при соблюдении общепринятых принципов типизации экотопов (Юрцев, 1994) в основу предлагаемой системы положены все же абиотические факторы: уровень теплообеспеченности и увлажнения, степень проявления которых обусловлена положением в рельефе, литогенной основой и современными морфогенетическими процессами с учетом данных экологического и ценотического анализа флоры. Флористическое обследование района оз. Левинсон-Лессинга проводилось в 1993 (Поспелова, 1995) и в 1996 гг., когда список был пополнен 35 видами; общая площадь территории около 600 км². В результате составлен аннотированный список флоры, а также выявлен общий характер распределения растений по типичным экотопам, представляющим 2 ландшафта.

Территориально преобладающий ландшафт района — горные сооружения, сложенные разнообразными породами, в частности довольно крупные площади заняты выветрелыми известняками с крайне своеобразной флорой. Растительность гор имеет выраженную поясность, распределение сообществ в целом зависит от абсолютной высоты и субстрата, на крутых склонах большую роль играют экспозиция и защищенность от господствующих ветров. В верхнем и среднем поясах преобладающую площадь занимают травяно-лишайниковые и травяные горные пустыни, кустарничковые и травяно-кустарничковые горные тундры, в защищенных местах — фрагменты травяно-кустарничково-моховых тундр. В нижнем поясе последние преобладают, занимая седловины, пологие склоны и уступы нагорных террас; только в южной части развиты сообщества с обилием стелющейся *Salix reptans*.[1] Крутые теплые склоны часто заняты травяной и кустарничково-травяной растительностью (луга, криофитно-степные группировки), на более пологих развиты деллевые (линейно-термокарстовые) комплексы разных стадий развития. По всему профилю распространены очень характерные, хотя и малые по площади экотопы: глыбовые развалы, скальные останцы, нивальные ниши.

Интразональная растительность второго ландшафта — межгорной депрессии оз. Левинсон-Лессинга и долин рек Ледяной и Красной, располагающихся соответственно к югу и к северу от озера, в целом довольно сходна, лишь небольшие флористические различия подчеркивают их разное географическое положение. В долинах преобладает луговая (на пойменных галечниках и обрывах пойменных уровней) и болотная (на террасах) растительность, на высоких уровнях поймы обычны мохово-дриадовые и ивово-дриадово-моховые тундры. На останцах озерных террас в зависимости от степени выветрелости субстрата развиты либо кустарничковые (дриадовые), либо моховые тундры.

Локальная флора (ЛФ) территории включает 263 таксона; конкретная флора (КФ) горного ландшафта — 227 видов, КФ межгорной котловины — 200.

В состав ведущей десятки входят семейства, обычные для флор арктического типа, но их соотношение несколько различается между двумя КФ. Преобладающие в типичных арктических флорах семейства *Poaceae* и *Brassicaceae* в обеих КФ занимают 1—2-е места; разнообразие семейств *Cyperaceae* и *Ranunculaceae* увеличивается в депрессии, где, напротив, сильно снижается богатство *Asteraceae* (3-е место по численности в горной КФ) и *Rosaceae*, представленных в основном горными видами. Необычно высокая для горных ландшафтов роль *Cyperaceae* (4-е место) обусловлена наличием известняковых массивов и прогреваемых склонов, служащих специфическими экотопами для кальцефильных (*Carex atrofusca*, *C. macrogyna*, *C. redowskiana*) и петрофильных теплолюбивых (*C. melanocarpa*, *Kobresia myosuroi-*

---

[1] Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

des) осоковых. Тем не менее 21 % представителей семейства встречается только в умеренно арктической флоре депрессии, а у *Ranunculaceae* этот показатель составляет 43 %. Напротив, 27 % *Asteraceae*, 50 % *Rosaceae* и 43 % *Papaveraceae* встречены только в горах; среди ведущего сем. *Brassicaceae* 21 % видов характерны тоже только для гор, так что наличие этих семейств в числе ведущих подчеркивает общий горный характер флоры. По общему числу семейств (27 и 28), а также по богатству первых 10 семейств (76 % — в горах, 79 % — в депрессии) обе КФ близки. Доля 1—2-видовых семейств составляет 39—40 %. Специфика на уровне семейств проявляется слабо.

Анализ состава ведущих родов подчеркивает тенденции, проявляющиеся на уровне семейств: горно-арктические роды *Draba* и *Saxifraga* выдвигаются на первые 2 места в КФ гор, за ними следуют *Carex*, *Pedicularis*, *Poa*, *Papaver*. В депрессиях на первое место выходит род *Carex*; *Draba* и *Saxifraga* занимают 2—3-е места, далее идут *Pedicularis*, *Ranunculus*, *Salix*, сильно снижается разнообразие родов *Poa* и *Potentilla*. На родовом уровне флористические различия между ландшафтами проявляются сильнее. Горная КФ богаче и по числу родов в целом, и по количеству 1—2-видовых родов. Видовая насыщенность ведущих 10 родов выше в депрессии, меньше здесь доля маловидовых родов, только 4 специфичны для депрессии (для горного ландшафта специфичны 15 родов).

Коэффициент сходства Сёренсена-Чекановского для флор гор и депрессии составляет 79 %, т. е. обе КФ достаточно оригинальны по видовому составу — 16 % видов первой и 12 % — второй встречаются только в «своем» ландшафте. Сходство на уровне родов составляет 85 %, на уровне семейств — 89 %.

В географическом отношении ЛФ характеризуется ведущей ролью видов криофитной группы: арктических — 19 %, метаарктических — 32, арктоальпийских — 23 %. Для такой широты довольно необычен высокий процент гипоарктических и бореальных видов, но они в основном сосредоточены в депрессии и составляют в КФ этого ландшафта больший процент, нежели в горном. Напротив, доля криофитов, особенно эварктов и гипарктов, в горах значительно выше. Арктоальпийские и метаарктические виды составляют в каждой КФ более половины, причем если доля первых примерно одинакова, то вторые, как и эваркты, снижаются в КФ депрессии.

Среди долготных групп ядро всех КФ составляют циркумполярные виды (40—50 %), значительна доля сибирских и восточносибирских видов. Бросается в глаза, что доля широко распространенных видов увеличивается в депрессии, а видов восточного склада, включая заходящие в Америку, наоборот, более значительна в КФ гор. Это подчеркивает флористическое своеобразие горных сооружений Бырранги и ее более тесные связи с горными массивами Восточной Сибири (низовья р. Лены, Чукотка), нежели с западными.

Исходя из данных приведенного анализа, ЛФ в целом можно охарактеризовать как горную, типично арктическую, сибирскую с усилением роли циркумполярного гипоарктического и бореального элемента в ландшафте депрессии и арктического сибирского континентального — в горах.

На основе данных более 200 ландшафтно-геоботанических описаний и маршрутных записей была выявлена ландшафтная, фитоценотическая и экологическая приуроченность каждого вида. Дана флористическая характеристика большинства экотопов с выявлением групп индикаторных видов. Эколого-ценотический анализ (Юрцев, 1968) позволил выявить группы видов, имеющих различную экологическую амплитуду и активность в разных ландшафтных выделах. Отношение видов к степени проявления каждого фактора выявлялось на основании анализа описаний и полевых наблюдений, при которых ей давалась балльная оценка.

За основу экологического анализа флоры взята схема Б. А. Юрцева (1968). Анализ был проведен по градиентам ведущих факторов среды: 1) увлажнение; 2) механический состав (дисперсность) грунта, определяющий дренированность и во многом термический режим почвы в течение вегетационного периода; 3) «богатство» почвы; 4) степень заснеженности. Относительное богатство почвы определялось, исходя из характера ведущего почвообразовательного процесса. По опыту наших исследований, при которых показатель богатства определялся по отношению C/N и степени гумификации (Поспелова, Телеснина, 1997), наиболее богаты развитые почвы дернового ряда (горные, тундровые, аллювиальные дерновые), имеющие реакцию, близкую к нейтральной, при этом богатство почв прямо связано с мощностью органогенного горизонта; наименее богаты кислые болотные почвы, а также нейтральные горные примитивные почвы пустынь и куртинных тундр верхнего пояса, промежуточное положение занимают слабокислые и кислые глеевые почвы (от наиболее богатых перегнойных до бедных типичных). При этом оба параметра тесно коррелируют с обилием растений, поставляющих ежегодный листовой опад. Участие отдельных экологических групп в составе локальной и конкретных флор, а также результаты географического анализа их состава даны в табл. 1.

По отношению к увлажнению было выделено 7 групп видов.

1. Ксерофиты — преимущественно малоактивные стенотопные виды наиболее сухих местообитаний.

2. Мезоксерофиты с несколько большей активностью: в горах 11 (*Novosieversia glacialis*, *Papaver polare*, *Draba macrocarpa*, *Potentilla uniflora* и др.), а в депрессии 5 видов относятся к группе активных. Все виды первых 2 групп — облигатные или факультативные петрофиты, большинство их — олиготрофы бедных субстратов, остальные — евтрофные виды развитых горных или аллювиальных дерновых почв.

3. Ксеромезофиты, почти половина которых в горах относится к категории активных (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Minuartia arctica* и др.), многие из них активны и во флоре депрессии; они менее избирательны по отношению к типу и богатству субстрата.

4. Мезофиты, значительную часть которых составляют широко распространенные, активные во всех ландшафтах виды — *Carex arctisibirica*, *Salix polaris*, *Poa arctica*, *Saxifraga nelsoniana* и др., большинство предпочитает щебнисто-мелкоземистый и мелкоземистый субстрат, многие вообще к нему безразличны, как и к богатству почвы.

5. Гигромезофиты и мезогигрофиты разделяются очень условно. Лишь 2 вида широкой амплитуды относятся к группе активных в обоих ландшафтах — *Carex concolor* и *Chrysosplenium sibiricum*, в депрессии их значительно больше (*Eriophorum polystachion*, *Saxifraga hirculus* и др.), экологическая амплитуда по другим факторам широкая, хотя по характеру грунта преобладают виды щебнисто-мелкоземистых субстратов.

6. Гигрофиты, в горах виды этой группы неактивны, в депрессии более трети высоко активны (*Dupontia fisheri*, *Hierochloë pauciflora*, *Carex chordorrhiza*); все они — факультативные и облигатные непетрофиты, олиготрофы торфянистых и мезотрофы тундровых глеевых почв.

7. Гидрофиты — узкостенотопные виды, из них только *Arctophila fulva* и *Pleuropogon sabinii* распространены относительно широко.

В группе ксерофитов абсолютно преобладают виды арктической группы, причем исключительно сибирские (циркумполярные виды, всегда абсолютно доминирующие в арктических флорах, составляют здесь всего 5 %). Доля гипоарктических видов во всех группах (кроме первой) примерно равна, а бореальных резко возрастает в последних 3 группах гигрофитного склада, составляя здесь более 1/4 состава групп. По мере увеличения потребности в увлажнении в группах увеличивается доля циркумполярных и широко распространенных видов, а в сухолюбивых группах выше процент сибирских (в широком смысле) видов. Это подчеркивает сибирскую, континентальную специфику горной флоры, сформировавшейся, по всей видимости, в более раннее время за счет арктических и арктоальпийских видов восточносибирского происхождения; флора депрессии, более молодого геологического образования, формировалась позже, уже с активным участием видов более широкого ареала. Проникновение на север по долинам мезофильных и гигромезофильных гипоарктических и бореальных видов — процесс, продолжающийся до сего времени, о чем

ТАБЛИЦА 1

Характеристика экологических групп (ЭГ) видов

ЭГ видов по ведущим факторам	Доля ЭГ от состава флор, %			Доля термоклиматических групп в ЭГ, %			Доля долготных групп в ЭГ, %				
	ЛФ	КФ гор	КФ депрессии	криофитов (арктических)	гемикриофитов (гипоарктических)	некриофитов (бореальных)	циркумполярных	евразиатских	азиатско-американских	азиатских	восточносибирских
По отношению к условиям увлажнения:											
ксерофиты	7	8	2	94	6	0	5	0	33	11	51
мезоксерофиты	15	17	8.5	77	20	5	44	5	18	11	18
ксеромезофиты	21	24	18	86	9	5	34	5	5	29	16
мезофиты	28	36	24	71	22	7	38	25	8	8	19
гигромезофиты	19	23	20	76	18	6	54	27	3	21	11
мезогигрофиты				56	18	25	44	12	19	25	0
гигрофиты	8	4	12	52	19	29	71	5	14	9	0
гидрофиты	2	1	2.5	40	20	40	60	40	0	0	0
По отношению к механическому составу субстрата:											
облигатные петрофиты	17	19	10	71	18	11	22	4	24	13	35
факультативные петрофиты	25	29	21	86	11	3	42	11	8	20	15
факультативные непетрофиты	30	31	28	74	19	6	37	20	8	18	17
облигатные непетрофиты	18	10	23	48	27	25	58	14	15	8	4
безразличные к суб-	10	11	13	100	0	0	54	15	4	19	8

По отношению к богатству почвы:											
олиготрофы щебнистых почв	34	39	29	86	11	3	38	8	15	19	22
олиготрофы кислых болотных почв	10	3	14	52	15	33	66	7	15	11	4
мезотрофы	16	17	20	69	26	5	45	21	7	17	9
эвтрофы	31	30	25	66	23	11	33	16	11	15	23
безразличные к богатству	9	11	12	92	0	8	54	21	4	12	8
По отношению к снеговому укрытию:											
хионофобы	11	13	7	93	7	0	24	0	24	10	41
гемихионофобы	25	29	26	88	10	2	48	13	9	21	10
гемихионофилы	49	41	54	68	20	16	40	15	11	16	15
хионофилы	12	14	11	69	25	6	56	9	9	12	12
гиперхионофилы	2	2.2	1.1	100	0	0	60	20	0	0	20

говорит их крайне неравномерное распределение по территории (*Ranunculus propinquus*, *Polemonium boreale*, *Carex rotundata* и др.).

По отношению к механическому составу субстрата выделено 5 групп видов: 1) облигатные петрофиты (только на щебнисто-каменистых участках) наиболее активны в горном ландшафте (25 % петрофитов относятся здесь к категории активных видов), хотя ценотически активные петрофиты свойственны также галечникам рек и озерам (*Chamaenerion latifolium*, *Artemisia borealis* и др.), большинство их сухолюбивы (ксерофиты и мезоксерофиты) и олиготрофны; 2) факультативные петрофиты, предпочитающие щебнистые грунты, но часто встречающиеся и на более дисперсных; 3) факультативные непетрофиты, предпочитающие дисперсные суглинистые почвы, но часто растущие и на щебне: 4) облигатные непетрофиты (только на суглинках или торфянистых почвах); 5) виды эвритопные, в целом безразличные к субстрату. 1-я и 2-я группы наиболее активны в горах, 3-я и 4-я — в депрессии; в состав 5-й группы входят виды, активные в обоих ландшафтах. Арктические (в широком смысле) виды преобладают везде, кроме группы облигатных непетрофитов, где гипоарктические и бореальные виды составляют вместе 52 %. Доля циркумполярных видов в группе облигатных петрофитов составляет всего 21 %, в то время как восточносибирских и сибирских — 56 %; среди облигатных непетрофитов наблюдается обратная картина: преобладание циркумполярных видов (58 %) и низкая доля сибирских (12 %). В «промежуточных» группах их соотношение примерно равно.

По отношению к богатству (типу) почвы также выделяются 5 групп: 1) олиготрофы бедных щебнистых примитивных горных и аллювиальных почв, где процесс почвообразования практически отсутствует или только начинается и идет по дерновому типу; 2) олиготрофы кислых холодных болотных торфянистых глеевых почв; 3) мезотрофы, предпочитающие зональные тундровые глеевые почвы с развитым профилем; 4) эвтрофные виды дерновых и торфянистых неглеевых почв, как горных, так и аллювиальных; 5) безразличные к богатству почвы.

Следует отметить, что только для олиготрофных видов 1-й и 2-й групп наблюдается определенная избирательность к ландшафту (соответственно горному и долинному — в своих ландшафтах они более активны), мезотрофы, эвтрофы и безразличные к богатству почвы виды распределены практически одинаково в обоих и одинаково активны как в горах, так и в депрессии. Наиболее специфична группа эвтрофных видов, куда входят виды, весьма разнообразные по потребности к другим факторам, т. к. их специфические экотопы очень контрастны: горные и долинные луга, как сухие (остепненные) так и переувлажненные (приручейные луговины), мокрые эвтрофные шлейфы в нижнем поясе, включая карбонатные, субнивальные кустарничковые тундры на тундровых дерновых почвах, отчасти висячие болотца в горах. Их объединяет только требовательность к высокому содержанию доступной органики и элементов-биофилов (NPK), свойственному дерновым почвам разной степени увлажнения и механического состава.

Виды криофитного склада (арктические) преобладают во всех группах, кроме олиготрофов кислых почв, где довольно высока роль геми- и некриофитов. Однако последние составляют 31 и 33 % соответственно также в группе мезо- и эвтрофных видов, что подчеркивает их преимущественное произрастание в нижнем поясе гор и депрессии, где в основном сосредоточены гипоарктические и бореальные виды флоры. Что касается долготного спектра выделенных групп, то он также весьма разнообразен, хотя следует отметить более высокую роль восточносибирских и вообще сибирских видов в группе олиготрофных примитивных почв и эвтрофных, т. е. преимущественно горных видов. Циркумполярные виды резко преобладают среди олиготрофов кислых почв и толерантных видов, т. е. собственно тундровых и тундрово-болотных.

Наконец, по отношению к снеговому режиму четко выделяются 3 группы: хионофобы, гемихионофилы и хионофилы (олиго-, мезо- и макрохионные виды в общепринятой трактовке); однако хионофобы и хионофилы можно разделить соответственно на подгруппы по отношению к равномерности распределения снега и быстроты таяния. Среди хионофобных видов я выделяю следующие подгруппы. 1. Собственно хионофобы (эухионофобы) — растения очень слабо и неравномерно заснеженных мест, практически все приурочены к горам, хотя почти половина этих видов встречается и в соответствующих экотопах депрессии. 2. Гемихионофобы — растения слабо, но все же постоянно заснеженных мест (горных тундр, плоских седловин, пологих верхних частей склонов). Это преимущественно мезоксеро- и ксеромезофиты, по отношению к богатству почвы в этой группе отсутствуют мезотрофы и олиготрофы кислых почв, отношение к характеру субстрата разнообразно, хотя преобладают все же петрофиты. 3. Гемихионофилы — довольно условная группа видов, требовательная к умеренной заснеженности, т. е. в основном сосредоточенные в депрессии и нижнем поясе гор, на слабо вогнутых горных седловинах, на относительно защищенных склонах и уступах горных террас. Отношение к другим факторам среды среди них самое разнообразное, хотя наблюдается слабое преобладание мезофильных непетрофитов, мезотрофного и эвтрофного склада. Среди хионофильных видов я выделяю также 2 подгруппы. 4. Хионофилы произрастают в хорошо заснеженных и быстро освобождающихся от снега экотопах: у подножий склонов, на вогнутых шлейфах, у подножий озерных террас. Это очень специфичная группа преимущественно горных и тундровых видов, многие из которых находятся в нашем районе близ северного предела расселения (гипоарктические эрикоидные кустарнички), сюда же относятся реликтовые папоротники. Как крайне сухолюбивые, так и гигрофильные виды среди них не представлены, преобладают мезофиты и гигромезофиты, по отношению к богатству — мезо- и эвтрофы. 5. Гиперхионофилы (эухионофилы, нивальные виды) специализированы исключительно к условиям короткого вегетационного периода из-за мощного и долго залеживающегося снежного покрова. Специфические экотопы — нивальные ниши северных склонов по всему горному профилю, в депрессии — глубокие овраги и байджараховые массивы. Все виды этой небольшой группы — гигромезофиты. Виды криофитной (арктической) группы преобладают среди хионофобов и гемихионофобов, а также гиперхионофилов (нивальные эваркты, по: А. И. Толмачев, 1962). Среди гемихионофилов и хионофилов больше гипоарктов и бореальных видов, преобладают циркумполярные виды; наибольшее участие видов сибирской группы (и наименьшее — циркумполярной) свойственно хионофобам.

Крупным ландшафтным выделам, приблизительно ранга местности, в которых преобладает определенный тип (или несколько близких типов) растительности, в целом соответствуют свиты видов, наиболее активно участвующих в сложении растительного покрова. На исследованной территории можно выделить несколько таких условных типов: горные пустыни и арктические травяно-кустарничковые тундры, моховые тундры (северный вариант субарктических), болота, луга. С ними тесно сопряжены вышеуказанные свиты, причем даже эвритопные виды имеют свой ценотический и экологический оптимум в одном из типов, а на участки, занятые другими, заходят только при наличии соответствующих экологических ниш. Эти группы, генетически и экологически связанные с определенными ландшафтными типами, я назвала ландшафтно-фитоценотическими свитами (ЛФС) — горные (50 видов), тундровые (85), болотные (44), луговые (84). Для некоторых видов отнесение к той или иной группе условно из-за спорадического распределения, некоторые виды в горах «ведут себя» нетипично: их экотопы сильно отличаются от свойственных им на равнинах.

На основании приведенного экологического анализа, а также с учетом широты экологической амплитуды и активности видов в пределах каждого ландшафтного выдела можно разделить ЛФС на эколого-ценотические группы (ЭЦГ), тесно сопряженные уже с определенными классами экотопов, которые соответствуют оптимуму их произрастания (хотя спектр экотопов, освоенных входящими в них видами, зачастую намного шире); характеристики всех выделенных ЭЦГ приведены в табл. 2. Следует подчеркнуть, что если ЛФС — объективные объединения видов, сопряженные с соответствующими экотопами на больших территориях, то ЭЦГ выделены только для данного участка, за его пределами многие виды в разной степени могут менять свой экологический оптимум (так, в горах, на северном пределе распространения, обычным тундровым кустарничкам — *Ledum decumbens*, *Vaccinium minus*, *Pyrola grandiflora* и другим свойственна петрофильность).

ЛФС горных видов (4 ЭЦГ) составлена ксерофитами и мезоксерофитами, видами петрофильными, избегающими застойного увлажнения и кислых почв. Они избегают также сомкнутых сообществ и приурочены к наиболее экстремальным условиям обитания, преимущественно к пустыням и кустарничковым тундрам вершин и верхних частей склонов, в депрессии спорадичны.

Тундровые виды, генетически связанные с зональным типом растительности, характеризуются наиболее разнообразной экологией и широкой ценотической амплитудой (7 ЭЦГ). Оптимум их произрастания — равнины и нижний пояс гор с щебнисто-мелкоземистыми и мелкоземистыми грунтами — приходится на «средние» по всем факторам условия, они избегают крайне сухих и щебнистых участков и требовательны к наличию моховой дернины, хотя бы и слаборазвитой.

Луговые виды требовательны к богатству почвы, умеренному проточному увлажнению, хорошему снегонакоплению; наиболее тесно связаны с травяными, кустарничково- и кустарничково-травяными сообществами горных склонов и речных долин. По широте амплитуды (в основном по увлажнению) и ценотической приуроченности к горным или долинным участкам их можно разделить на 5 ЭЦГ.

Болотные виды (5 ЭГЦ) связаны с застойно переувлажненными сообществами долин, реже нижнего пояса гор. Общие свойства их — гигрофильность, приуроченность к кислым (кроме горно-лугово-болотной ЭЦГ) торфянистым почвам, для большинства характерна узость эколого-ценотической амплитуды.

Приводимый ниже перечень экотопов исследованной территории составлен на основе крупномасштабной ландшафтной карты, составленной М. А. Анисимовым (НИИ Арктики и Антарктики) и И. Н. Поспеловым (Институт проблем экологии и

ТАБЛИЦА 2

Характеристики эколого-ценотических групп видов флоры (в скобках — наиболее типичные представители)

Ландшафтно-фитоценотические свиты (ЛФС) и входящие в них эколого-ценотические группы (ЭЦГ)			
Горная ЛФС (Г)	Тундровая ЛФС (Т)	Луговая ЛФС (Л)	Болотная ЛФС (Б)
Г1. Горные виды широкой амплитуды, встречающиеся от верхнего пояса до галечников ручьев (*Novosieversia glacialis, Papaver polare, Stellaria crassipes, Carex rupestris, Saxifraga cespitosa, Draba subcapitata, Potentilla uniflora*)	Т1. Тундровые ксеромезофильные гемипетрофиты широкой амплитуды (*Dryas punctata, Salix arctica, Saxifraga spinulosa, S. glutinosa, Lloydia serotina, Festuca brachyphylla, Carex misandra, Gastrolychnis involucrata, Oxytropis nigrescens*)	Л1. Ксеромезофильные стенотопные и гемистенотопные горно-луговые петрофиты богатых почв (*Thalictrum alpinum, Potentilla prostrata, Poa glauca, Arnica iljinii, Tephroseris tundricola, Festuca auriculata, Elymus vassiljevii, Trisetum spicatum*)	Б1. Горно-лугово-болотные мезоэвтрофные стенотопные и гемистенотопные мезогигрофиты (*Carex atrofusca, C. marina, C. redovskiana, C. saxatilis* subsp. *laxa, Juncus castaneus, J. triglumis*)
Г2. Горно-пустынные гекистотермные хионофобные эрозиофильные гемистенотопные виды (*Poa pseudoabbreviata, P. abbreviata, Potentilla subvahliana, Eritrichium villosum* subsp. *pulvinatum, Draba macrocarpa*)	Т2. Тундровые мезофиты широкой амплитуды, практически безразличные к субстрату (*Luzula confusa, Salix polaris, Saxifraga cernua, Poa arctica, Carex arctisibirica, Potentilla hyparctica* subsp. *hyparctica, Papaver lapponicum* subsp. *orientale*)	Л2. Луговые мезофиты широкой амплитуды (*Festuca richardsonii, Pedicularis amoena, P. verticillata, P. capitata, Pachypleurum alpinum, Astragalus subpolaris, A. tolmaczevii, Draba hirta, Oxytropis middendorffii, O. karga*)	Б2. Тундрово-болотные мезоолиготрофные гигрофиты широкой амплитуды (*Caltha arctica, Carex concolor, Eriophorum polystachion, Chrysosplenium sibiricum, Rumex arcticus, Pedicularis albolabiata, Tephroseris atropurpurea*)
Г3. Горные стенотопные ксеропетрофильные кальцефиты (*Lesquerella arctica, Papaver leucotrichum, Taraxacum phymatocarpum, Braya pilosa, B. siliquosa, Puccinellia byrrangensis*)	Т3. Тундровые гигромезофиты, облигатные и факультативные непетрофиты моховых тундр (*Salix reptans, Eutrema edwardsii, Lagotis minor, Saxifraga hirculus, Pedicularis hirsuta, Gastrolychnis apetala*)	Л3. Долинно-луговые мезофиты (*Pedicularis villosa, P. oederi, Trisetum litorale, Poa alpigena* subsp. *colpodea, Arctagrostis arundinacea, Gastrolychnis taimyrensis, Antennaria lanata, Taraxacum macilentum*)	Б3. Тундрово-болотные мезогигрофиты, гемистенотопные олиготрофы торфянистых почв (*Calamagrostis groenlandica, C. holmii, Salix pulchra, Ranunculus lapponicus, Luzula wahlenbergii*)
Г4. Горные стенотопные хионофилы глыбовых развалов и скал (*Woodsia glabella, Dryopteris fragrans, Cystopteris fragilis, Rhodiola rosea, Potentilla hyparctica* subsp. *nivicola*)	Т4. Тундровые хионофильные мезоэвтрофные мезофиты кассиопеево-моховых тундр (*Cassiope tetragona, Carex quasivaginata, C. melanocarpa, Huperzia arctica, Draba pilosa, Pyrola grandiflora, Orthilia obtusata*)	Л4. Тундрово-луговые нивальные (приручейные) гигромезофиты (*Equisetum arvense, E. variegatum, Carex lachenalii, Cardamine microphylla, Petasites frigidus, Draba ochroleuca, Pedicularis interioroides*)	Б4. Болотные стенотопные мезоолиготрофные гигрофиты (*Dupontia fischeri, Hierochloë pauciflora, Eriophorum medium, E. russeolum, Carex chordorrhiza, C. rotundata, Epilobium palustre*)
	Т5. Тундровые мезофильные гемихионофильные петрофиты подно-	Л5. Луговые горно-долинные эрозиофильные петрофиты (*Leymus*	Б5. Болотные гидрофиты (*Arctophila fulva, Hippuris vulgaris, Bat-*

жий склонов (*Vaccinium minus, V. uliginosum* subsp. *microphyllum, Kobresia sibirica, Ledum decumbens, Tofieldia coccinea*)	*interior, Chamaenerion latifolium, Noccaea cochleariformis, Carex maritima, Crepis nana, Artemisia borealis*)	*rachium eradicatum, Pleuropogon sabinii, Ranunculus gmelinii*)
Т6. Тундровые гиперхионофилы (*Ranunculus pygmaeus, Saxifraga hyperborea, S. tenuis, Phippsia algida*)		
Т7. Тундровые эвтрофные мезогигрофиты и гигрофиты (*Eriophorum callitrix, Minuartia stricta, Oxytropis mertensiana, Epilobium davuricum*)		

эволюции РАН). В данном контексте под экотопом я подразумеваю реально существующую пространственную единицу, на территории которой преобладающий морфогенетический процесс, криогенный или некриогенный (аллювиальный, эрозионный, эоловый), имеет одинаковую интенсивность проявления. В конечном счете именно они контролируют распределение видов растений по экотопам — постоянное воздействие на поверхность, изменение характера нано- и микрорельефа, влияющего на перераспределение тепла и влаги, либо приводит к смене флористических комплексов, либо, напротив, препятствует последнему, т. к. замедляет эндогенную сукцессию. Поэтому одному и тому же типу экотопов свойственна одинаковая растительность и практически идентичный флористический состав. Это соответствует предложенным Юрцевым (1994 : 21, 24) определениям экотопа, как «однородного участка с определенным сочетанием экологических условий (отличным от таковых на соседних участках)», а типа экотопа — как «типа местоположения со специфическим, отличающимся от окружающего, растительным покровом». Горный характер территории обусловливает крайнее разнообразие процессов и формируемых ими экотопов, существенно различающихся по степени увлажнения, теплообеспеченности корнеобитаемого слоя в летнее время, мощности и длительности снежного покрова, богатству субстрата. Все разнообразие экотопов подробно охарактеризовать практически невозможно, тем более что порой они имеют крайне небольшие размеры, но тем не менее резко отличаются по условиям от окружения (например, висячие горные болотца). Именно поэтому в данном случае четкого соответствия мезоэкотопов ландшафтным выделам ранга урочища, как это было отмечено в типичных тундрах на равнине (Поспелова, Поспелов, 1998), не наблюдается. Предлагаемая классификация проведена на основе анализа нескольких экологических градиентов; за ведущий признак принят градиент теплообеспеченности, являющейся лимитирующим фактором развития биоты в Арктике. Теплообеспеченность — интегральный показатель, складывающийся из условий механического состава грунта, от которого зависят аэрация и глубина протаивания; степени дренированности и влажности субстрата, а также положения в рельефе, от которого зависит количество летней инсоляции, степень выхолаживающего воздействия ветра и важнейший в тундрах фактор — снегонакопление. Сложившимся условиям соответствуют преобладающие ЭЦГ, экологический оптимум которых приходится на пространство, занятое экотопами, относящимися к одному классу.

Исходя из вышеизложенного, экотопу в данном случае чаще всего соответствует территориальная единица ранга фации (Исаченко, 1965), но размерность их крайне различна. Кроме того, в мерзлотных ландшафтах не совсем понятно, что, собственно, называть фацией: например, полигональное болото как единый территориальный комплекс в целом (совокупность полигонов и валиков-бугров) или отдельно полигоны и валики, различающиеся по растительности на уровне типа (травяной в первом случае и моховой — во втором). Принятый в ландшафтоведении примат геологического строения в нашем случае также часто не соблюдается; так, различающиеся по происхождению и возрасту горные тундры и тундры останцов озерных террас практически идентичны по характеру современных морфогенетических процессов и, следовательно, по значениям экологических градиентов. Такие типы экотопов, относящиеся к разным ландшафтам, но сформированные одними и теми же процессами, я называю конвергентными, и, как будет показано ниже, они входят в один класс. Несопоставимы экотопы и с геоботаническими выделами (по крайней мере при использовании общепринятой доминантной классификации), так как при единстве флористических комплексов их растительность может порой относиться к разным единицам, и наоборот.

Полевые маршрутные исследования позволили выявить 36 постоянно встречающихся на территории типов экотопов, различающихся по значениям вышеуказанных факторов, а также по флористическому составу — участию в сложении растительности видов выделенных ЭЦГ. По сути дела виды, встреченные в каждом из них, составляют парциальные флоры разных уровней, в основном мезо- и микроуровня, соответствующего в ландшафтной структуре флоре урочищ или фаций (Юрцев, 1975). Типы экотопов, сходные по экологическим условиям, несмотря на различия в местоположении, а также характеризующиеся сходным флористическим составом растительности, сложенной видами одних и тех же ЭЦГ, объединялись в классы. В свою очередь классы экотопов, характеризующиеся близким уровнем теплообеспеченности (превалирующим показателем считались степень летнего прогревания почвы и мощности деятельного слоя) — таких условных уровней я выделила 5, от холодных до очень теплых, — объединялись в группы классов. Уровень флористического богатства этих единиц возрастает от холодных наиболее бедных (менее 70 видов) до теплых и очень теплых богатых (более 100 видов); причем экотопы, относящиеся к «полярным» группам классов, являются наиболее специализированными и редкими (в понимании Юрцева, 1968) для территории. Если сами экотопы еще можно с натяжкой считать аналогами фации или простого урочища, то ни классы, ни группы классов экотопов не имеют никакого ландшафтно обусловленного единства и включают конвергентные экотопы, занятые близкой (но далеко не всегда одинаковой) растительностью.

Ниже приводится перечень выделенных типологических единиц экотопов.

I. Группа классов холодных флористически бедных экотопов. Этой группе свойственна нестабильность поверхности, подверженной интенсивной криогенной сортировке, ветровой корразии, осыпным процессам, нивации, поэтому здесь преобладают эрозиофилы, отсутствующие или редкие в моховых тундрах; растительность травяная, лишайниковая или кустарничковая, имеет куртинную структуру. Флора составлена преимущественно видами горной ЛФС с участием тундровых. Подразделяется на 2 класса.

Класс А. *Очень слабо заснеженные дренированные сухие экотопы вершин и их склонов.* Почвенный покров практически отсутствует. Отдельные куртины горных петрофитов занимают не более 3—10 % площади, в пустынях преобладают накипные и кустистые (*Alectoria ochroleuca*) лишайники и некоторые мхи, в тундрах состав несколько обогащен за счет эвритопных тундровых трав (*Poa arctica*, *Minuartia arctica*), характерен фрагментарный моховой покров. На осыпях развиты лишь отдельные дернины *Poa glauca*, *Papaver polare* и других видов с мощными корневыми системами. Флора этого класса представлена почти целиком горными видами (Г1, Г2), ядро ее составляют доминанты — *Novosieversia glacialis* и *Papaver polare*, виды гемиэвритопные, но наиболее активные именно здесь. Из характерных гемистенотопных видов следует отметить *Potentilla uniflora*, *Stellaria crassipes*, *Draba alpina*, *D. pauciflora*, *Cardaminopsis petraea*; почти только для этих экотопов отмечены (иногда в значительном обилии) *Poa pseudoabbreviata*, *Potentilla subvahliana*. Типы экотопов (для типов экотопов дается сплошная нумерация): 1) высокогорные пустыни (350—550 м над ур. м.); 2) высокогорные куртинные травяные и ивково-травяные тундры; 3) голые осыпи, практически лишенные почвенного и растительного покрова.

Класс Б. *Сильно и долго заснеженные, влажные, нивальные экотопы с фрагментарным растительным покровом.* Бедные, слаборазвитые дерновые почвы. Характерно сочетание горных петрофитов (Г1, Г2 — *Stellaria crassipes*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. cespitosa*, *Draba fladnizensis*, *D. alpina*) с тундровыми гиперхионофильными видами (Т6), приспособленными к краткому периоду вегетации (*Saxifraga hyperborea*, *S. tenuis*, *Phippsia algida*, *Ranunculus pygmaeus*), для них характерны также хионофильные кустистые лишайники (*Cetraria delisei*, *Cladina sylvatica*). Типы экотопов: 4) высокогорные нивальные склоны; 5) сырые нивальные ниши под крупными снежниками; 6) высокогорные галечники ручьев.

Объединение в одну группу диаметрально противоположных по снеговому режиму классов экотопов не случайно, поскольку как недостаток, так и избыток снега однозначно отрицательно сказывается на развитии растительности (Толмачев, 1986). Кроме того, в летнее время эти местообитания действительно наиболее холодные, хотя и по разным причинам: в одном случае из-за постоянного ветрового пресса, в другом — из-за температурного режима, складывающегося при таянии горных снежников.

II. Группа классов умеренно холодных флористически бедных экотопов гор и депрессий. Она включает 5 классов в соответствии с увлажнением, почвами, стабильностью субстрата и интенсивностью морфогенеза поверхности. Флористически более разнообразна, но флора представлена в основном широко распространенными горными, тундровыми и болотными видами. Сюда входит большинство обычных, часто встречающихся экотопов, вследствие чего флористическая специфика выражена слабо. Преобладающие типы растительности — кустарничковый, моховой, гигрофильно-травяной.

Класс А. *Умеренно-сухие, малоснежные, щебнисто-мелкоземистые экотопы с горными дерновыми слаборазвитыми почвами.* Криогенное выветривание, ветровая и снежная корразия менее интенсивны, чем в вышеописанных вершинных пустынях, растительность более сомкнутая (до 50—60 %), на сырых местах моховая дернина довольно мощная. Характерно сочетание горно-тундровых (Г1) и тундровых широко распространенных видов (Т1, Т2) с эрозиофильными, приуроченными в природе к пятнам и полосам голого грунта. Ядро флоры составляют *Salix polaris*, *Carex misandra*, *Deschampsia brevifolia*, обычны *Draba pauciflora*, *Myosotis asiatica*, *Cerastium beeringianum*. Типы экотопов: 7) среднегорные травяно-кустарничково-моховые медальонные и пятнистые тундры; 8) горные деллевые комплексы первых стадий развития.

Класс Б. *Умеренно сухие и заснеженные щебнистые экотопы с аллювиальными дерновыми почвами.* Обычно сочетание горных и тундровых петрофитов (Г1, Т1 — *Eritrichium villosum* s. l., *Saxifraga spinulosa*, *S. glutinosa*, *S. cespitosa*, *Draba alpina*) с тундрово-луговыми (Л4 — *Equisetum arvense*, *Oxygraphis glacialis*) и горно-луговыми (Л1 — *Papaver pulvinatum*, *Erysimum pallasii*, *Thalictrum alpinum*) видами. Криогенные процессы практически законсервированы. Тип экотопа: 9) крупнополигональные мохово-кустарничковые тундры низких озерных террас.

Класс В. *Умеренно увлажненные и заснеженные, мелкоземистые экотопы кустарничково-осоково-моховых пятнистых тундр с тундровыми глеевыми перегнойными почвами.* Растительность сомкнутая, пятна занимают не более 15—20 %. Ядро флоры — широко распространенные тундровые виды (Т2, Т3) *Salix reptans*, *Carex arctisibirica*, *Arctagrostis latifolia*, *Endocellion sibiricum* и др. Процессы пятнообразования заторможены, пятна зарастающие. Из современных криогенных процессов имеет значение только начальный термокарст, выражающийся в формировании отдельных сырых западин, благодаря чему во флоре довольно хорошо представлены тундровые и болотные гемиэвритопные мезогигрофильные и гигрофильные виды (Т3, Б2) — *Eriophorum polystachion*, *E. scheuchzeri*, *Juncus biglumis*, *Lagotis minor*, *Pedicularis hirsuta* и др. Класс включает в себя конвергентные типы экотопов:

10) горных седловин; 11) высоких озерных террас и конусов выноса ручьев; 12) горные среднеразвитые деллевые комплексы.

Класс Г. *Сильно (но не застойно) увлажненные, щебнисто-мелкоземистые, хорошо, но неравномерно заснеженные экотопы нижних частей горных склонов с богатыми горными почвами.* Преобладающий морфогенетический процесс, обусловливающий проточное увлажнение — размыв по линейному термокарсту или долинам ручьев, идет достаточно активно. Растительность сомкнутая, гигрофильная, мохово-осоковая, часто в сочетании с кустарничково-осоково-моховой на микроповышениях, почвы богатые за счет обильного твердого стока с гор и проточного увлажнения в сочетании с травяной растительностью. Флористический комплекс представлен специализированными тундровыми (Т7) эвтрофными гигрофитами (*Eriophorum callitrix*, *Oxytropis mertensiana*, *Epilobium davuricum*) в сочетании с лугово-тундровыми нивальными (Л4) и лугово-болотными (Б1) видами (*Equisetum variegatum*, *Carex lachenalii*, *C. saxatilis* subsp. *laxa*, *Cardamine microphylla*, *C. pratensis*, *Draba ochroleuca*), в том числе кальцефильными (*Carex redowskiana*), болотными гигрофитами Б2, Б3 (*Carex concolor*, *Eriophorum polystachion*); значительно участие гигромезофильных тундровых (Т3) видов (*Lagotis minor*, *Ranunculus nivalis*). Типы экотопов: 13) деллевые комплексы поздних стадий развития; 14) эвтрофные шлейфы склонов разной степени оторфованности; 15) нивальные болотца под склонами, лужайки вдоль горных ручьев; 16) горные болотца на уступах нагорных террас.

Класс Д. *Переувлажненные болотные экотопы долин и озерных террас, заторфованные, умеренно—хорошо заснеженные с кислыми бедными болотными торфянистыми почвами.* Криогенные процессы — развитие повторно-жильных льдов и термокарст — активны, ведут к избыточному застойному увлажнению, заторфовыванию, интенсивному оглеению почвы. Флористическим своеобразием отличаются только заболоченные озерные марши, находящиеся в зоне стока с известняков. Набор видов хотя и беден, но довольно специфичен, в нем представлены болотные и тундрово-болотные гигрофиты (Б2, Б3, Б4 — *Carex concolor*, *C. chordorrhiza*, *Eriophorum polystachion*, *Juncus biglumis*, *Caltha arctica*, *Chrysosplenium sibiricum*, *Saxifraga foliolosa*, *Pedicularis albolabiata* и др.), тундровые и тундрово-болотные гигромезофиты (Т3, Б3 — *Salix pulchra*, *S. reptans*, *Calamagrostis holmii*), водные (*Arctophila fulva*, *Hippuris vulgaris*, *Pleuropogon sabinii*), на приозерных маршах обильны лугово-болотные мезоэвтрофы (Б1 — *Juncus castaneus*, *J. triglumis*, *Carex marina*, *C. saxatilis* subsp. *laxa* и др.). Типы экотопов: 17) гомогенные болота низких террас; 18) комплексные (полигонально-валиковые, плоскобугристые) болота высоких террас; 19) заболоченные озерные марши с наличием карбонатного стока.

III. Группа классов умеренно теплых, дренированных, флористически умеренно богатых экотопов нижнего (реже среднего) пояса гор и озерных террас. Сюда относятся щебнистые и мелкоземисто-щебнистые сухие участки различных высотных уровней, интенсивность криогенных процессов (криогенное выветривание в сочетании с ветровой корразией, местами начальные стадии линейного термокарста) невелика. Преобладающий тип растительности — кустарничковый. Флористически богаче предыдущих, так как при преобладании видов тундровой и горной ЛФС обогащена луговыми. Основу флористического ядра составляет *Dryas punctata* и сопутствующие горные и тундровые петрофиты и гемипетрофиты. Включает 4 класса.

Класс А. *Умеренно сухие, мало—умеренно заснеженные щебнистые экотопы мохово-разнотравно-дриадовых пятнистых тундр с дерновыми слаборазвитыми довольно богатыми почвами.* Криогенные процессы заторможены. Во флоре преобладают горно-тундровые и тундровые (Г1, Т1) петрофильные виды (*Dryas punctata*, *Saxifraga glutinosa*, *S. spinulosa*, *Oxytropis nigrescens*, *Papaver polare*, *Pedicularis dasyantha*), а также горно-луговые (Л1) и луговые (Л2 — *Oxytropis karga*, *Astragalus subpolaris*, *Draba cinerea* s. l., *Papaver pulvinatum*, *Silene paucifolia* и др.). Класс включает в себя конвергентные типы экотопов: 20) нижнего пояса гор; 21) высоких озерных террас.

Класс Б. *Умеренно увлажненные, слабо заснеженные экотопы щебнисто-дресвяных пятнистых и пятнисто-полосчатых разнотравно-мохово-дриадовых тундр с более бедными горными дерновыми слаборазвитыми почвами.* Современные процессы — интенсивное криогенное выветривание и начальные стадии линейного термокарста. Флористически отличаются наличием специализированных горных кальцефитов (Г3 — *Braya purpurascens*, *Taraxacum phytatocarpum*, *Puccinellia byrrangensis* и др.) наряду с горными петрофитами (Г1, Г2 — *Poa abbreviata*, *Draba macrocarpa*), составляющими ядро комплекса. Типы экотопов: 22) слегка обызвесткованных горных склонов; 23) невысоких вершин.

Класс В. *Умеренно увлажненные и заснеженные экотопы высоких уровней поймы, почти не заливаемые во время паводков, с аллювиальными дерновыми почвами.* Криогенные процессы заторможены. Отличаются участием в составе флоры луговых (Л1, Л2 — *Festuca richardsonii*, *Oxytropis middendorffii*, *Pedicularis verticillata*, *P. villosa*) и значительным снижением доли горных видов, флористическое разнообразие невысокое. Тип экотопа: 24) задернованные участки высокой поймы с травяно-дриадово-моховыми тундрами.

Класс Г. *Умеренно сухие и сухие, слабо заснеженные низкогорные щебнистые экотопы с горными дерновыми слаборазвитыми карбонатными почвами.* Заняты пятнистыми и куртинными травяно-дриадовыми тундрами (*Dryas punctata*, *Carex rupestris*, *C. misandra*, *Salix arctica*). Активны как криогенное выветривание, так и суффозия, поверхность неустойчива. Флористический комплекс составлен горными ксерофильными и гекистотермными петрофитами (Г1, Г2 — *Draba macrocarpa*, *D. alpina*, *Oxytropis nigrescens*), характерно обилие кальцефильных и гемикальцефильных видов (Г3 — *Lesquerella arctica*, *Oxytropis putoranica*, *Eritrichium arctisibiricum*, *Saxifraga oppositifolia* и др.). Типы экотопов: 25) известняковые плато с разреженной кальцефитной растительностью; 26) их пологие склоны, занятые пятнистыми и куртинными травяно-дриадовыми тундрами.

IV. Группа классов теплых дренированных, флористически богатых экотопов нижнего пояса гор и депрессии. Из действующих морфогенетических процессов преобладают некриогенные — осыпные, аллювиальные, эоловые. Ведущие ЛФС — тундровые, луговые, горные. Включает 3 класса.

Класс А. *Умеренно увлажненные, неравномерно заснеженные щебнистые экотопы с горными дерновыми карбонатными почвами.* Грунт неустойчивый, активны эрозионные склоновые процессы. Растительность — группировки петрофитов и фрагменты травяно-кассиопеево-моховых тундр. Основу флоры составляют горные виды (Г3, Г4), поскольку субстрат обогащен кальцием, здесь присутствуют *Eremogone formosa*, *Oxytropis putoranica*, *Carex macrogyna*; на открытых россыпях встречен вид *Armeria scabra*, обычно предпочитающий нейтральные или слабо засоленные отмели, в мокрых западинах у подножий встречаются кальцефильные гигрофиты — *Carex atrofusca*, *C. redowskiana*. Тип экотопа: 27) слабозадернованные, слабо обызвесткованные склоны с отдельными скальными останцами.

Класс Б. *Умеренно увлажненные, хорошо заснеженные, дренированные экотопы — нижние части и ниши прогреваемых склонов с богатыми горными дерновыми почвами.* Активных морфогенетических процессов не наблюдается, кроме слабой нивации в нишах. Флора составлена преимущественно тундровыми (Т4, Т5) и горными (Г4) видами. Характерные виды — гипоарктические кустарнички, широко распространенные в более южных равнинных тундрах (в горах они растут почти исключительно здесь): *Ledum decumbens*, *Vaccinium minus*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum*, *Pyrola grandiflora*. Только здесь встречаются относительно термофильные папоротники *Dryopteris fragrans*, *Cystopteris fragilis*, разнообразны горно-луговые (Л1) и горно-тундровые (Т1) петрофиты. Для кассиопейников характерна довольно узко специализированная группа хионофильных эвтрофных видов (Т4 — *Cassiope tetragona*, *Carex melanocarpa*, *C. quasivaginata*, *Tofieldia coccinea*, *Luzula tundricola* и др.). Типы экотопов: 28) сильно и неравномерно заснеженные валунно-глыбовые развалы с фрагментарной растительностью в «карманах» скал и мелких ниш, заполненных богатым гумусом мелкоземом; 29) более ровные и задернованные сильно заснеженные нижние участки склонов с кассиопеево-моховыми тундрами.

Класс В. *Умеренно увлажненные, хорошо заснеженные, дренированные пойменные экотопы со щебнисто-галечными аллювиальными дерновыми менее богатыми почвами разной степени развития.* Средообразующее значение имеют только аллювиальные процессы. Во флоре преобладают луговые (Л2, Л3) и аллювиально-петрофильные долинные и горно-долинные (Л5) виды (*Oxytropis middendorffii*, *Astragalus tolmaczevii*, *A. subpolaris*, *A. umbellatus*, *Pedicularis villosa*, *Chamaenerion latifolium* и др.), стенотопные — *Leymus interior*, *Noccaea cochleariformis*, *Festuca rubra* s. str., *Crepis nana*. Типы экотопов: 30) галечники средней и высокой поймы р. Красной в нижнем течении, занятые злаково-разнотравными лугами; 31) галечники средней и высокой поймы р. Красной с разнотравно-дриадовой растительностью.

V. Группа классов очень теплых, сухих и умеренно сухих, флористически наиболее богатых специализированных экотопов крутых прогреваемых склонов гор и речных террас на богатых дерновых почвах. Ведущую роль в сложении играют луговые виды вместе с тундровыми.

Класс А. *Сухие мелкоземисто-щебнистые экотопы горных прогреваемых склонов, часто слегка обызвесткованных, слабо—средне заснеженных, с богатыми горными дерновыми почвами.* Преобладают горно-луговые ксерофиты и мезоксерофиты — *Festuca auriculata*, *Elymus vassiljevii*, *Poa glauca*, *Koeleria asiatica*, *Potentilla prostrata*, *Arnica iljinii*, *Tephroseris tundricola* и др., основные современные процессы — некриогенные склоновые. Тип экотопа: 32) криофитно-степные горные богаторазнотравно-злаковые группировки и остепненные луга.

Класс Б. *Умеренно увлажненные, хорошо заснеженные щебнистые экотопы с богатыми горными дерновыми почвами.* Современные процессы — локальные осыпи, курумы. Флора сложена луговыми (Л2) и горно-луговыми (Л1) видами (*Festuca richardsonii*, *Astragalus subpolaris*, *A. umbellatus*, *Pedicularis amoena*, *Pachypleurum alpinum*, *Delphinium middendorffii*, *Draba hirta* и др.) в сочетании с горными петрофитами и горнотундровыми видами; флористически это самые богатые экотопы территории. Типы экотопов: 33) крутые склоны гор, особенно каньонов, с богаторазнотравными лугами и дриадово-травяными тундрами; 34) разнотравные лужайки на прогреваемых карнизах скал.

Класс В. *Умеренно увлажненные заснеженные мелкоземистые экотопы с богатыми тундровыми и аллювиально-дерновыми почвами.* Криогенные процессы не выражены, формирующее значение имеют зоогенные и аллювиальные (подмыв склонов) процессы. Растительность сомкнутая мезофильная луговая, составлена в основном луговыми (Л2, Л3) видами; наиболее характерны *Poa alpigena* s. l., *Festuca richardsonii*, *Bromopsis arctica*, *Taraxacum macilentum*. Типы экотопов: 35) зоогенные луговины песцовых норовищ и кормовых столиков с мезофитной разнотравно-злаковой луговой растительностью; 36) разнотравно-злаковые луговые склоны обрывистых речных террас и высокой поймы.

Таким образом, на основании результатов экологического и эколого-ценотического анализа флоры выделена 21 группа сопряженных видов, обладающих сходными экологическими спектрами по ведущим факторам и одинаковой ландшафтно-фитоценотической приуроченностью. Эти группы (ЭЦГ) составляют ядра парциальных флор типов экотопов ранга урочищ и фаций, группирующихся в свою очередь в более крупные единицы по признакам флористического и экологического сходства. ЭЦГ тесно связаны с отвечающими их потребностям местоположениями в течение всего времени существования равновесия между средой обитания и заселяющей ее флорой. В процессе естественной динамики растительных сообществ, обусловленных как экзогенными факторами (в основном морфогенетическими процессами), так и эндогенезом, меняющиеся условия влекут за собой постепенное изменение флористического состава — замену одних ЭЦГ другими. Таким образом, на основе сходства парциальных флор отдельных элементов ландшафта и степени участия в них разных ЭЦГ, особенно тех, которые составлены стенотопными видами, можно выявить тенденции их развития и установить их место в естественном динамическом ряду.

Распределение описанных классов и типов экотопов по площади отвечает степени повторяемости сочетания определяющих экологических факторов, сформированных современным морфогенезом. Соответственно наиболее «редкими» являются самые холодные и теплые экотопы, а наиболее распространенными — умеренные. Это подчеркивается сосредоточением в «крайних» группах стенотопных и гемистенотопных, иногда редких видов, а в «средних» — широко распространенных тундровых и болотных.

Выделенные типы экотопов можно картировать только в очень крупном масштабе, учитывая их разную размерность и пестротность распределения, что довольно затруднительно и не всегда необходимо; в отличие от них выделенные классы и группы классов подлежат квартированию в обычном съемочном масштабе (1 : 50 000—1 : 100 000). Составленные карты (можно назвать их эколого-флороценотическими) имеют ряд преимуществ и могут являться основой для создания тематических природоохранных карт разного назначения. Действительно, обусловленность выделов одними и теми же типами и стадиями морфогенетических процессов дает представление об устойчивости территории и ее возможной эволюции под воздействиями последних, а насыщение флористическими данными с учетом экологической амплитуды видов дает возможность судить о природной уникальности или, напротив, достаточной типичности участка. Для заповедников такие карты представляются полезными с точки зрения выявления особо нуждающихся в наблюдении и мониторинге участков.

Благодарю сотрудников Таймырского заповедника И. Н. Поспелова и М. В. Орлова за консультации по ландшафтной характеристике и почвам территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галанин А. В. Эколого-ценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ) // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1608—1618.

Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. М., 1965. 324 с.

Кожевников Ю. П. Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. СПб., 1996. 393 с.

Марина Л. В. Сравнительный анализ флор речных бассейнов и их экотопологической структуры // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 107—117.

Поспелова Е. Б. Флора сосудистых растений района озера Левинсон-Лессинга (горы Бырранга, центральный Таймыр) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 58—64.

Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Парциальные флоры двух смежных ландшафтов подзоны типичных тундр центрального Таймыра: эколого-типологическая дифференциация // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 28—47.

Поспелова Е. Б., Телеснина В. М. Связь растительности и химизма почв предгорных тундр Таймыра // Криопедология-97. II Междунар. конф. (г. Сыктывкар, 5—8 авг. 1997 г.): Тез. докл. Сыктывкар, 1997. С. 195—196.

Толмачев А. И. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 55—65.

Толмачев А. И. О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике // Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. С. 91—101.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.

Хитун О. В. Флористическая характеристика экотопов двух локальных флор на Тазовском полуострове (Западная Сибирь) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1466—1476.

Хитун О. В. Анализ парциальных флор экотопов двух локальных флор на Тазовском полуострове (Западная Сибирь) // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Матер. III Раб. совещ. по сравнительной флористике (Кунгур, 1988). СПб., 1994. С. 218—251.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 69—83.

Юрцев Б. А. О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: Матер. III Раб. совещ. по сравнительной флористике (Кунгур, 1988). СПб., 1994. С. 15—33.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Получено 5 V 1998

SUMMARY

The ecological analysis of vascular flora (263 taxa) of Central Taimyr mountain territory plot was carried out by four leading ecological factors — moistening, mechanical structure of the ground, soil richness and snow protection conditions. On the base of plant species ecological properties and phytocoenotical preference, 21 ecological-coenotical groups are distinguished (mountain, tundra, meadow, bog species with different ecological amplitude). The scheme of ecotope (infralandscape units) classification is constructed using the data on ecological and ecologycoenotical analyses; the summer warmth condition was taken as the main factor (integral factor), the subsequent division was made based on other ecological factors.

УДК 581.1 (235.226)

© С. Н. Шереметьев

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ МОНГОЛЬСКОГО АЛТАЯ

S. N. SHEREMETEV. SOME FEATURES OF WATER RELATIONS OF MONGOLIAN ALTAI ALPINE PLANTS

Изложены результаты исследования интенсивности транспирации и содержания воды в листьях растений 2 высокогорных сообществ Монгольского Алтая. Объектами наблюдений были *Artemisia frigida, Aster alpinus, Carex stenocarpa, Festuca lenensis, Kobresia myosuroides, Oxytropis oligantha* и *Saussurea leucophylla*. Установлено, что водный режим этих видов складывался под сильным влиянием низких температур воздуха и охлаждающего эффекта постоянно дующих с гор ветров. В результате наблюдалась очень низкая скорость испарения воды с поверхности листьев при сравнительно высокой их оводненности.

Ключевые слова: водный режим, интенсивность транспирации, высокогорные растения.

Одной из задач экологической физиологии является изучение тех функциональных характеристик, которые в наибольшей степени способствуют приспособлению растений к конкретным условиям произрастания. Такой характеристикой может считаться, в частности, интенсивность транспирации. Этот показатель, как правило, достаточно адекватно отражает степень приспособления растений к условиям почвенного водоснабжения, эффективность использования ими почвенной влаги, а также может служить в некоторой степени исходным пунктом для суждения об относительной конкурентоспособности видов в сообществе. Поэтому в данном сообщении мы обсудим некоторые итоги изучения интенсивности транспирации и оводненности листьев высокогорных растений Монгольского Алтая.

Материал и методика

Исследования проводили в июле—августе 1991 г. на Западном стационаре совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции (сомон Мунхайрхан) на высоте около 2500 м над ур. м. в высокогорном (альпийском) поясе Монгольского Алтая. В этой горной системе, по сведениям А. А. Юнатова (1954), данный пояс начинается на высоте 2300—2500 м над ур. м. Господствующей формацией высокогорного пояса Монголии являются кобрезиевые и осоково-кобрезиевые пустоши и пустошные луга, бедные по своему составу, но, видимо, наиболее соответствующие природе сухих и холодных нагорий Центральной Азии (Юнатов, 1954). Однако в некоторых частях Монгольского Алтая довольно часто встречаются альпийские луговины, слагаемые обильно цветущим разнотравьем. Такие луговины можно часто наблюдать в защищенных от холодных ветров экотопах, которые снабжаются влагой тающих снежников.

Изучение водного режима растений проводили в 2 сообществах: кобрезиевом и сообществе криофитных подушечников. В первом из них объектами наблюдений были следующие виды: *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Poal., *Carex stenocarpa* C. A. Mey., *Festuca lenensis* Drob., *Oxytropis oligantha* Kom. и *Saussurea leucophylla* Schrenk. Во втором — *Artemisia frigida* Willd., *Aster alpinus* L., *Oxytropis oligantha* и *Saussurea leucophylla.* Все эти виды в данных условиях произрастания отличаются выраженным в той или иной степени ксероморфным обликом. *Kobresia myosuroides* и *Festuca lenensis* имеют узкие, плотно сворачивающиеся листья; *Artemisia frigida, Aster alpinus, Oxytropis oligantha* и *Saussurea leucophylla* — розеточную форму роста, которая является результатом угнетающего действия пониженных температур и недостаточного увлажнения (Горшкова, 1966). Несмотря на то что средняя дневная температура воздуха за период наблюдений была сравнительно высока (17.2°C), постоянные холодные ветры давали сильный охлаждающий эффект, в результате чего растения были вынуждены ограничивать скорость испарения воды. Этому немало способствовала ксероморфная структура произрастающих в данных условиях видов.

Были изучены следующие элементы водного режима: интенсивность транспирации (методом быстрого взвешивания), оводненность листьев (весовым методом), а также расчетные показатели — эффективность использования почвенной влаги и относительная конкурентоспособность видов (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990).

Данные обрабатывались с помощью стандартных статистических методов. Коэффициенты парной (r^2) и множественной (R^2) детерминаций, приводимые в работе, статистически достоверны на доверительном уровне $P = 0.95$. Для анализа рядов распределения показателей водного режима был применен квантильный анализ. Квантили оценивались порядковым методом (Васильев и др., 1973; Васильев и др., 1982). Квантили порядка 0.1 ($q_{0.1}$) и 0.9 ($q_{0.9}$) рассматриваются как типичные минимум и максимум признака. Квантили порядка 0.25 ($q_{0.25}$) и 0.75 ($q_{0.75}$) показывают пределы обычных его изменений. Квантиль порядка 0.5 ($q_{0.5}$) — это медиана выборки. В таблицах, кроме этого, имеются следующие обозначения: n — число наблюдений, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ — среднее и их ошибки.

Экологическое сходство видов оценивали по формуле, приведенной в монографии П. Джиллера (1988):

$$\rho_{ij} = \frac{d_i - d_j}{\sqrt{(\omega_i^2 + \omega_j^2)/2}},$$

где ρ_{ij} — безразмерная величина, характеризующая степень экологического сходства между видами i и j (считается, что если $\rho \leq 0.5$, то сходство между видами велико, если $\rho > 1$, то сходство выражено слабо, если $\rho > 3$, то сходство между видами не выражено), $d_i - d_j$ — разность средних значений элементов водного режима (в данном случае — интенсивности транспирации), ω_i, ρ_j — стандартные отклонения.

Результаты и обсуждение

Кобрезиевое сообщество

Интенсивность транспирации видов данного сообщества находилась на сравнительно низком уровне. Судя по средним за период наблюдений значениям (табл. 1), все виды испаряли воду примерно с одинаковой скоростью. Минимальное (у *Kobresia myosuroides*) и максимальное (у *Saussurea leucophylla*) средние значения этого показателя незначительно отличаются друг от друга и свидетельствуют о том, что растения вынуждены ограничивать скорость испарения воды из-за неблагоприятных внешних воздействий. Средняя для всех изученных видов данного сообщества интенсивность транспирации (0.314 $г \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$) была такой же, как в пустынном (0.323 $г \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$: Шереметьев, 1986) и несколько ниже, чем в степном (0.390 $г \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$: Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990) экотопах. При всей условности подобного сравнения, оно тем не менее показывает, что если в последних 2 случаях скорость испарения воды контролируется запасами влаги в почве, то в первом большое влияние на этот показатель оказывает низкая температура воздуха и почвы.

ТАБЛИЦА 1

Средние за период наблюдений значения интенсивности транспирации (ИТ, г·г$^{-1}$·ч$^{-1}$) и содержания воды (СВ, %) в листьях растений кобрезиевого сообщества

Виды	ИТ		СВ	
	n	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
Carex stenocarpa	52	0.342 ± 0.031	52	58.2 ± 0.2
Festuca lenensis	52	0.285 ± 0.023	52	49.9 ± 0.2
Kobresia myosuroides	52	0.249 ± 0.021	52	56.2 ± 0.2
Oxytropis oligantha	52	0.344 ± 0.030	52	67.5 ± 0.2
Saussurea leucophylla	52	0.354 ± 0.023	52	67.7 ± 0.2

Квантильный анализ свидетельствует, что при близости средних значений интенсивности транспирации типичные максимумы ($q_{0.9}$) и амплитуды ($q_{0.9} - q_{0.1}$) этого показателя различаются у видов данного экотопа более существенно (табл. 2). Типичные максимумы скорости испарения воды у *Carex stenocarpa* и *Oxytropis oligantha* составляют соответственно 0.67 и 0.71 г · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$. У *Kobresia myosuroides* типичный максимум более чем на 30 % меньше (0.44 г · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$). Соответственно и амплитуда колебаний интенсивности транспирации наибольшая у *Carex stenocarpa* и *Oxytropis oligantha* (0.6 г · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$) и наименьшая — у *Kobresia myosuroides* (0.38 г · г$^{-1}$ · ч$^{-1}$).

Проведенный анализ не выявил сколько-нибудь существенной зависимости скорости испарения воды от факторов среды у 3 видов — *Carex stenocarpa*, *Kobresia myosuroides* и *Saussurea leucophylla*. Вместе с тем можно отметить, что интенсивность транспирации *Festuca lenensis* продемонстрировала слабую зависимость от дефицита влажности воздуха ($r^2 = 0.197$), а *Oxytropis oligantha* — от оводненности листьев и температуры воздуха ($R^2 = 0.416$). В последнем случае влияние обоих факторов на скорость испарения воды положительно, откуда следует, что снижение температуры

ТАБЛИЦА 2

Квантильная характеристика интенсивности транспирации (г·г$^{-1}$·ч$^{-1}$) и содержания воды (%) в листьях видов кобрезиевого сообщества

Виды	Квантили					$q_{0.9} - q_{0.1}$ (амплитуда)
	$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
			Интенсивность транспирации			
Carex stenocarpa	0.071	0.175	0.328	0.450	0.668	0.597
Festuca lenensis	0.088	0.169	0.261	0.363	0.496	0.408
Kobresia myosuroides	0.060	0.135	0.243	0.357	0.439	0.379
Oxytropis oligantha	0.107	0.192	0.299	0.453	0.706	0.599
Saussurea leucophylla	0.157	0.244	0.350	0.455	0.565	0.408
			Содержание воды			
Carex stenocarpa	56.2	57.3	58.5	59.5	60.1	3.9
Festuca lenensis	46.3	48.5	50.2	51.7	52.6	6.3
Kobresia myosuroides	54.4	55.3	56.2	56.9	57.8	3.4
Oxytropis oligantha	64.9	66.1	67.8	68.7	69.9	5.0
Saussurea leucophylla	64.7	66.1	67.7	69.3	70.3	5.6

воздуха ведет к определенному снижению интенсивности транспирации. Не исключено, что в регуляции скорости испарения воды другими видами данного сообщества большую роль играют структурные приспособления, направленные на ограничение транспирации.

Содержание воды в листьях растений данного сообщества поддерживалось на сравнительно высоком уровне почти у всех видов, за исключением *Festuca lenensis* (табл. 1, 2). *Oxytropis oligantha* и *Saussurea leucophylla* отличаются наибольшей оводненностью листьев, которая достигает у них в среднем 68 % (табл. 1). Значительно меньшее в среднем содержание воды наблюдалось у *Carex stenocarpa* и *Kobresia myosuroides* (58.2 и 56.2 % соответственно). *Festuca lenensis,* как уже было отмечено, имела минимальную оводненность листьев, которая в среднем составляла 49.9 % (табл. 1). Вместе с тем, несмотря на столь низкую величину данного показателя, последний вид имел наибольшую амплитуду его колебаний (6.3 %). У *Kobresia myosuroides* это значение было почти в 2 раза меньше (табл. 2).

Сравнивая эти данные с результатами, полученными в других сообществах Монголии, можно отметить, что в среднем оводненность листьев растений данного местообитания (60 %) очень близка по своему значению к усредненной оводненности листьев степных сообществ (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990; Шереметьев, 1991). Для сообщества остепненной пустыни (исключая виды суккулентов) такие значения составляли 50—54 %, для луговых сообществ — 68—72 %. Отсюда видно, что растения кобрезиевого сообщества не должны испытывать сильного водного стресса, свойственного видам пустынных местообитаний. Поэтому очень низкие значения интенсивности транспирации могут являться результатом не столько недостаточного почвенного водоснабжения, сколько неблагоприятного воздействия низких температур воздуха и почвы.

Можно отметить, что содержание воды в листьях некоторых видов проявляет связь с температурой почвы. В наибольшей степени это характерно для *Kobresia myosuroides* ($r^2 = 0.303$), в меньшей — для *Festuca lenensis* ($r^2 = 0.168$). Для этих видов в данном местообитании видна тенденция увеличения оводненности листьев по мере увеличения температуры почвы. Для *Carex stenocarpa* не выявлено каких-либо зависимостей содержания воды от других показателей водного режима или факторов среды. *Oxytropis oligantha* и *Saussurea leucophylla* продемонстрировали связь оводненности листьев с интенсивностью транспирации и освещенностью. Связь содержания воды с транспирацией положительна, а с освещенностью — отрицательна. Коэффициенты множественной детерминации составляют соответственно 0.348 и 0.375.

Экологическое сходство видов, их относительная конкурентоспособность и эффективность использования почвенной влаги. Матрица экологического сходства видов (табл. 3), рассчитанная по методике, описанной нами ранее (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990), показывает, что наибольшее экологическое сходство наблюдается, с одной стороны, между *Kobresia myosuroides* и *Festuca lenensis,* с другой — между *Oxytropis oligantha* и *Saussurea leucophylla. Carex stenocarpa* занимает промежуточное положение между этими парами видов. *Kobresia myosuroides* и *Festuca lenensis* имеют наименьшее экологическое сходство с *Oxytropis oligantha* и *Saussurea leucophylla.*

Первые 2 вида имеют наибольшую относительную конкурентоспособность и эффективность использования почвенной влаги. Последние — в наименьшей степени конкурентоспособны и менее эффективно используют почвенную влагу. *Carex stenocarpa* в этом отношении занимает промежуточное положение. Такое распределение видов в матрице экологического сходства вполне отражает их фитоценотический статус. Если *Kobresia myosuroides* и *Festuca lenensis* — доминанты данного сообщества, а *Carex stenocarpa* — содоминант, то *Oxytropis oligantha* и *Saussurea leucophylla* занимают явно подчиненное положение.

ТАБЛИЦА 3

Матрица экологического сходства видов кобрезиевого сообщества

					i	*Эф*
Kobresia myosuroides	−0.003	−0.555	−0.919	−1.204	0.45	0.438
0.003	*Festuca lenensis*	−0.543	−0.908	−1.199	0.45	0.438
0.555	0.543	*Carex stenocarpa*	−0.405	−0.537	0.59	0.594
0.919	0.908	0.405	*Oxytropis oligantha*	−0.060	0.69	0.732
1.204	1.199	0.537	0.060	*Saussurea leucophylla*	0.73	0.753

Примечание. *i* — индекс относительной конкурентоспособности видов, *Эф* — индекс эффективности использования почвенной влаги.

Сообщество криофитных подушечников

Интенсивность транспирации видов данного сообщества находилась на очень низком уровне (табл. 4, 5). Средние за период наблюдений величины этого показателя ни у одного из видов не превышали 0.26 $г \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$ (табл. 4). Амплитуда колебаний была довольно широка и достигала, например у *Oxytropis oligantha*, 0.52 $г \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$в основном за счет очень низких типичных максимумов (табл. 5).

Анализ показал, что в данных условиях произрастания интенсивность транспирации *Artemisia frigida* довольно тесно связана с температурой воздуха ($r = 0.717$). Понижение температуры воздуха должно вызывать снижение скорости испарения воды у этого вида. Для *Aster alpinus* выявляются более сложные зависимости. Интенсивность транспирации в этом случае (для данных, пересчитанных на сухой вес) зависит от освещенности и дефицита влажности воздуха, а также оводненности листьев ($R^2 = 0.591$). Характер зависимости таков, что при увеличении всех этих показателей транспирация увеличивается. Интенсивность транспирации *Oxytropis oligantha* связана с дефицитом влажности воздуха. Эта связь не очень сильна, но статистически достоверна ($r = 0.476$). *Saussurea leucophylla* демонстрирует зависи-

ТАБЛИЦА 4

Средние за период наблюдений значения интенсивности транспирации (ИТ, $г \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$) и содержания воды (СВ, %) в листьях растений

Виды	ИТ		СВ	
	n	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	*n*	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
Artemisia frigida	58	0.252 ± 0.022	58	59.3 ± 0.4
Aster alpinus	58	0.212 ± 0.022	58	67.6 ± 0.3
Oxytropis oligantha	62	0.255 ± 0.023	62	65.7 ± 0.2
Saussurea leucophylla	62	0.240 ± 0.024	62	62.7 ± 0.2

ТАБЛИЦА 5

Квантильная характеристика интенсивности транспирации ($г \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$) и содержания воды (%) в листьях растений

Виды	Квантили					$q_{0.9} - q_{0.1}$ (амплитуда)
	$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
			Интенсивность транспирации			
Artemisia frigida	0.053	0.128	0.236	0.358	0.484	0.431
Aster alpinus	0.024	0.059	0.184	0.371	0.476	0.452
Oxytropis oligantha	0.041	0.103	0.218	0.374	0.559	0.518
Saussurea leucophylla	0.038	0.096	0.222	0.344	0.533	0.495
			Содержание воды			
Artemisia frigida	55.2	57.4	59.6	61.3	63.2	8.0
Aster alpinus	62.9	64.8	67.6	69.6	71.7	8.8
Oxytropis oligantha	63.7	64.8	65.7	66.5	67.6	3.9
Saussurea leucophylla	59.5	60.8	62.7	64.7	66.0	6.5

мость скорости водоотдачи от температуры почвы ($r = 0.511$). Охлаждение почвы должно вызывать определенное снижение транспирации у этого вида.

Содержание воды в листьях растений данного сообщества поддерживалось, как и в предыдущем случае, на сравнительно высоком уровне. Самая низкая в среднем оводненность листьев наблюдалась у *Artemisia frigida* и составляла 59.3 %. У остальных видов этот показатель превышал 60 % (табл. 4). Амплитуда колебаний содержания воды была сравнительно небольшой только у *Oxytropis oligantha* (меньше 4 %), у остальных видов этого местообитания она составляла 6.5—8.8 % (табл. 5).

Анализ зависимости оводненности листьев от внешних и внутренних факторов показал следующее. Для *Artemisia frigida* выявлена отрицательная связь с дефицитом влажности воздуха ($r = -0.531$). Такая же зависимость обнаружена для *Saussurea leucophylla* ($r = -0.609$). Это свидетельствует о том, что оводненность листьев этих видов снижается по мере увеличения сухости воздуха. Содержание воды в листьях *Aster alpinus* продемонстрировало более сложную зависимость от 3 факторов: температуры почвы и воздуха, а также интенсивности транспирации ($R^2 = 0.593$). Связь с температурой почвы и воздуха отрицательна, т. е. снижение температуры вызывает уменьшение оводненности листьев. Связь с транспирацией положительна. Для *Oxytropis oligantha* в отличие от перечисленных видов не удалось выявить зависимость оводненности листьев от внешних или внутренних факторов.

Экологическое сходство видов, их относительная конкурентоспособность и эффективность использования почвенной влаги. Матрица экологического сходства видов, рассчитанная для 4 видов данного сообщества, показывает, что все они мало различаются по потреблению и использованию почвенной влаги (табл. 6). Наиболее близки друг другу в этом отношении *Artemisia frigida* и *Saussurea leucophylla*, а также *Saussurea leucophylla* и *Aster alpinus*. Между видами каждой из этих пар наблюдается минимальное экологическое сходство. Вместе с тем нужно отметить, что показатели экологического сходства между всеми видами не очень велики. Незначительные различия существуют между ними и по относительной конкурентоспособности и эффективности использования почвенной влаги. По всей видимости, достаточно суровые условия произрастания в данном экотопе, под воздействием которых растения приобретают розеточную форму роста, нивелируют различия между видами.

Таким образом, можно заключить, что водный режим, наблюдавшийся у высокогорных растений Монгольского Алтая, складывался под сильным влиянием низких

ТАБЛИЦА 6

Матрица экологического сходства растений сообщества видов криофитных подушечников

				i	*Эф*
Artemisia frigida	−0.043	−0.112	−0.243	0.56	0.469
0.043	*Saussurea leucophylla*	−0.069	−0.190	0.57	0.481
0.112	0.069	*Aster alpinus*	−0.112	0.59	0.503
0.243	0.190	0.112	*Oxytropis oligantha*	0.62	0.540

температур воздуха и охлаждающего эффекта постоянно дующих с гор ветров. В результате наблюдалась очень низкая скорость испарения воды с поверхности листьев при сравнительно высокой их оводненности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев С. В., Долгопольская Н. Л., Зархидзе В. А., Сергеев Г. Е. Квантильные диаграммы и их использование для характеристики особенностей динамики численности животных // Тр. ВИЗР. 1973. Вып. 39. С. 107—118.

Васильев С. В., Левина С. И., Сергеев Г. Е. Система математико-статистических приемов для классификации сельскохозяйственных территорий по ряду динамических характеристик вредоносных объектов. М., 1982. 104 с.

Горшкова А. А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., 1966. 274 с.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М., 1988. 184 с.

Шереметьев С. Н. К вопросу о регуляции водного режима растений в условиях Заалтайской Гоби МНР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 78—84.

Шереметьев С. Н. Экология водного режима растений поймы р. Орхон (Монголия). Змеевково-твердоосочковое сообщество. Л., 1991. 25 с. Деп. в ВИНИТИ 20.06.91, № 2584—В91.

Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Экология водного режима степных растений Монголии. Л., 1990. 110 с.

Юнатов А. А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР. М.; Л., 1954. 351 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 V 1999

SUMMARY

The outcomes of the transpiration rate and leaf water content research in plants of the two high-mountain communities of Mongolian Altai are explained. *Artemisia frigida, Aster alpinus, Carex stenocarpa, Festuca lenensis, Kobresia myosuroides, Oxytropis oligantha,* and *Saussurea leucophylla* have been studied. It is established that the water relations of these species develop under strong influence of low air temperatures and cooling effect of winds, which constantly blow from mountains. As a result, a very low rate of water evaporation from leaf surface was observed though their water content was rather high.

ТОМ 85 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2000, № 8

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.82 : 576.31 : 582.683.2

© А. Е. Васильев

ДИНАМИКА КЛЕТОЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ ТКАНЕЙ ЛИСТА *ARABIDOPSIS THALIANA* (*BRASSICACEAE*) В ХОДЕ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ
1. АПИКАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА И ЛИСТОВЫЕ ПРИМОРДИИ

A. E. VASSILYEV. CELL COMPONENT DYNAMICS IN THE LEAF TISSUES OF *ARABIDOPSIS THALIANA* (*BRASSICACEAE*) DURING DIFFERENTIATION. 1. THE APICAL MERISTEM AND LEAF PRIMORDIA

У проростков *Arabidopsis thaliana* местной популяции и экотипа Landsberg erecta проведен сравнительный анализ изменений 53 количественных ультраструктурных признаков клеток и их компонентов в апексе побега в связи с заложением и начальным ростом листьев. Эти признаки включали парциальный объем на клетку 12 клеточных компонентов, их линейные размеры — 7, частоту встречаемости — 6 и 21 параметр структуры пластид и митохондрий. По этим данным были рассчитаны индивидуальный объем и число на клетку ядрышек, пластид, митохондрий, пероксисом, диктиосом и вакуолей, объем ядер, а также число на клетку цитоплазматических рибосом. Кроме этого, рассчитаны площадь поверхности внутренних мембран митохондрий и тилакоидов пластид, объем и число на пластиду и клетку пластоглобул, тилакоидов, гран, крахмальных зерен. Установлено, в частности, что внутренние клетки периферической зоны апикальной меристемы проростков местной популяции на стадии заложения 4-го листа, имеющие объем 143 мкм^3, содержат в среднем 12 пластид, 52 митохондрии, 2 очень мелких (0.02 мкм^3) пероксисомы, 10 диктиосом и 51 мелкую (по 0.05 мкм^3) вакуоль. При заложении листа значения всех исследованных параметров клеток достоверно не изменяются. Первые признаки дифференциации — увеличение размера и парциального объема пластид — выявляются в примордиях длиной 70 мкм. На следующей стадии изменяются уже более 10 признаков, и не только пластид, но и других органелл.

Ключевые слова: клетка, органелла, ткани листа, параметры клетки, дифференциация, проросток, *Arabidopsis thaliana*.

Проблема дифференциации и специализации клеток в ходе развития как компонентов определенной ткани является одной из центральных в современной гистологии и клеточной биологии растений. К настоящему времени достигнуты огромные успехи в выявлении качественных ультраструктурных изменений клеток в ходе дифференциации тканей, однако полная характеристика процесса невозможна без выяснения количественной стороны дифференциации. Наши исследования (Васильев, Муравник, 1997а, б; Васильев, 1997) четко выявили количественные ультраструктурные показатели, характеризующие процесс дифференциации клеток мезофилла листа из клеток апикальной меристемы, направление и размах изменений признаков клеточных компонентов. Эти исследования были проведены на крупном дереве *Populus deltoides*. Естественно, встает вопрос, насколько типичными являются обнаруженные закономерности? Для ответа на него необходимо расширение объектов изучения.

В настоящей работе в качестве объекта исследований был взят *Arabidopsis thaliana* (сем. *Brassicaceae*) — миниатюрный травянистый однолетник с очень коротким (6 недель) циклом развития. Арабидопсис был выбран еще и потому, что благодаря легкому мутагенезу и небольшому размеру генома он является излюбленным растением, используемым как модельная система в молекулярно-генетических исследованиях, в частности для выявления и характеристики генов, регулирующих дифференциацию клеток листа (Hülskamp et al., 1994; Pyke et al., 1991; Pyke, Leech, 1992; 1994; Tsukaya, 1995, и др.), в том числе генов, ответственных за изменение ультраструктурных признаков в ходе этого процесса. Но прежде чем изучать генетический контроль дифференциации, необходимо выявить признаки, в том числе ультраструктурные, которые изменяются, в частности, при заложении и последующем росте листьев, поскольку они могут быть генетически детерминированы. Важно знать и последовательность изменения признаков: какие из них изменяются первыми и, следовательно, ответственны за переход на иной тип развития. До сих пор изучали изменение количественных структурных признаков клеток в апексе побега только на первой стадии — стадии заложения листа — в листовом бугорке у 3 растений: *Pisum sativum* (Lyndon, Robertson, 1976), *Echinocereus engelmannii* (Mauseth, 1981, 1982) и *Populus deltoides* (Васильев, Муравник, 1997а), причем для 2-го вида получены данные только по парциальному объему органелл.

Следует отметить, что арабидопсис является одним из немногих растений, у которых изучалась динамика количественных показателей всех компонентов клеток в ходе развития (прорастания семян) органа (Mansfield, Briarty, 1996). Однако в отличие от тополя стереологическое исследование проведено только мезофилла семядолей и, к сожалению, только на стадии роста путем деления клеток. Известно (Tsukaya, 1995), что семядоли по характеру своего заложения не являются листьями. Настоящее же исследование будет посвящено тканям листа и будет включать стадии как роста, так и зрелости.

Апикальная меристема побега арабидопсиса хорошо изучена светооптически (Miksche, Brown, 1965; Leyser, Furner, 1992; Barton, Poethig, 1993; Medford et al., 1994; Clark, 1997, и др.). Она имеет, пожалуй, минимальные размеры среди исследованных двудольных — всего 10—15 клеток по диаметру (35—75 мкм) и 3—4 клетки в толщину (20—25 мкм) в максимальной фазе пластохрона. Под ними располагаются сильно вакуолизированные клетки, производящие сердцевину стебля. В меристеме выделяют 2 зоны — центральную и периферическую. В периферической зоне происходит закладка листьев в виде листовых бугорков. В процессе участвуют 3 слоя клеток — наружный (протодерма) и 2 внутренних. При этом из протодермы возникает верхняя и нижняя эпидерма, а мезофилл и проводящие ткани являются производными 2-го и 3-го слоев (Telfer, Poethig, 1994). Листовой бугорок при заложении состоит всего из 15—20 клеток (Kerstetter, Hake, 1997; Poethig, 1997). Апикальная меристема резушки до заложения 3-го листа на медианном срезе плоская, имеет форму трапеции (ювенильная: Medford et al., 1992), после этого она становится куполовидной (зрелая меристема). Электронно-микроскопическое исследование апикальной меристемы побега резушки *Arabidopsis thaliana* до сих пор не проводилось. В настоящей статье для этого растения впервые приводятся результаты сравнительного анализа большого числа (более 50) количественных признаков ультраструктуры клеток в различных зонах и слоях апикальной меристемы и внутренних слоях листовых бугорков и ближайших к ним примордиев листьев. В следующих статьях данной серии будут приведены данные об изменении количественных признаков клеток тканей листа в ходе его дальнейшего развития.

Материал и методика

Материалом служили проростки *Arabidopsis thaliana*, полученные из семян местной популяции в Ленинградской обл. и из семян одного из наиболее популярных в молекулярно-генетических исследованиях экотипа Landsberg erecta. Растения последнего выращивали в камере в контролируемых условиях (температура 26 °C, освещенность 110 мкмол фотонов на 1 м^2 в 1 с, фотопериод 16 ч, влажность воздуха 70 %), растения местной популяции — в тех же контролируемых, а также естественных условиях жаркого и сухого лета (июнь 1999 г.) с почти непрерывным световым днем (освещенность в солнечный полдень 2400 мкмол фотонов на 1 м^2 в 1 с) при достаточном увлажнении почвы (регулярный полив) в Ленинградской обл. У большинства проростков обеих форм к моменту фиксации листья еще не появились из ростовой почки. Их апексы побегов содержали примордии 1-го и 2-го листьев и закладывающиеся почти одновременно бугорки или растущие примордии 3-го и 4-го листьев. У отдельных, более развитых экземпляров местной популяции первый лист уже появился из почки. Изучали количественные показатели структуры и ультраструктуры клеток на медианном продольном срезе апекса побега. У местной популяции это были клетки протодермы и 2—3-го глубже расположенных слоев центральной и периферической зон апикальной меристемы, протодермы и внутренних слоев бугорков 3—4-го листьев, а также внутренние (дающие начало мезофиллу) клетки примордиев 1-го и 2-го листьев длиной 35—40 и 70—100 мкм соответственно. У проростков Landsberg erecta объектами изучения были внутренние клетки апикальной меристемы, бугорков 4-го и примордиев 1-го (длина 100 мкм) и 4-го (35—40 мкм) листьев. Кроме этого, у более развитых растений местной популяции исследовали количественные признаки структуры хлоропластов и митохондрий, а также частоту встречаемости свободных рибосом в клетках адаксиальной субпротодермы более крупных (высотой 200 мкм) примордиев 4-го листа. При подразделении на зоны апикальная меристема по числу клеток делилась на 3 равные части, при этом 2 боковые трактовались как периферическая зона.

Фиксировали надземную часть проростков целиком (с гипокотилем) при комнатной температуре. Фиксатор — 3%-ный раствор глутаральдегида на фосфатном буфере (pH 7.2) с добавлением сахарозы (2 %), постфиксатор — 1%-ный раствор четырехокиси осмия. Перед постфиксацией проростки заключали в агаровые блоки, а после переносили в холодильник. Окончательная заливка — в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы клеток различных частей апекса побега фотографировали в электронном микроскопе Хитачи-600.

По снимкам (увеличение 10 000 и 18 000) 4 проростков растений каждой формы определяли парциальный объем 11 клеточных компонентов, линейные размеры (больший и меньший) клеток и 7 их компонентов, а также частоту встречаемости на срезе клетки 6 компонентов и площадь среза клеток. По снимкам большого увеличения (50 000 или 70 000) подсчитывали число цитоплазматических рибосом на 1 мкм^2 цитозоля, количественные параметры внутренней структуры пластид и митохондрий. Полученные данные использовали для расчета средних значений объема клеток, общего объема клеточных компонентов, объема 1 пластиды, митохондрии, пероксисомы, диктиосомы, вакуоли и числа их на клетку, а также числа на клетку рибосом, числа пластидных компонентов на пластиду и площади поверхности мембран тилакоидов пластид и крист митохондрий. Методика стереологических исследований подробно описана ранее (Васильев, Муравник, 1997а), добавление: площадь поверхности мембран пластид рассчитывалась так же, как и мембран митохондрий, при этом слитые мембраны в гранах и спаренных тилакоидах считались за 2.

Результаты и обсуждение

У исследованных в настоящей работе растений апикальная меристема побега имеет следующие размеры: максимальный диаметр 45—60 мкм (12—15 клеток на медианном срезе) и глубину 20—25 мкм (4—5 клеток). Форма ее на стадии заложения 3—4-го листьев плоская (ювенильная меристема), но уже в начале осевого роста примордиев этих листьев она становится слегка выпуклой (зрелая меристема).

Основные результаты исследования представлены в табл. 1—9. Как видно из этих таблиц, количественные параметры клеток и их компонентов в апексах побегов местной популяции и экотипа Landsberg erecta весьма сходны. Различия состоят лишь в меньшей величине клеток, ядер и ядрышек у экотипа. Практически нет достоверных различий в структуре клеток проростков, выращенных в камере искусственного климата и в условиях жаркого сухого лета Ленинградской обл. Исключение составляет только тилакоидная система пластид, которая, как и в листьях (Meier, Lichtenthaler, 1981), при недостатке света развивается сильнее.

В апикальной меристеме побега клетки центральной зоны, как известно (Brown et al., 1964; Clark, 1997; Lyndon, 1998), делятся с меньшей частотой, чем клетки

ТАБЛИЦА 1

Парциальный объем компонентов клеток апекса побега у открыто растущих проростков местной популяции, %

Компоненты клеток	Центральная зона		Периферическая зона			Бугорки 3—4-го листьев		Примордии** листьев		
	протодерма	2—3-й слои	протодерма	2—3-й слои	2—3-й слои*	протодерма	2—3-й слои	3—4-го	2-го	1-го
Оболочка	9.3±0.8	6.2±0.8	10.1±0.9	6.5±0.2	7.0±0.8	7.7±0.5	5.1±0.2	4.6±0.5	4.8±0.4	5.4±0.5
Вакуоли	9.4±1.3	5.4±0.7	3.8±0.4	3.8±0.4	3.0±0.4	2.8±0.3	3.6±0.4	2.1±0.5	3.4±0.6	5.8±1.4
Ядро	24.8±2.0	23.8±1.6	22.1±1.3	25.0±1.3	24.0±2.1	24.7±1.9	24.8±1.3	25.1±2.4	21.3±0.4	18.3±2.6
Ядрышко***	10.5±0.5	6.6±0.9	10.9±1.2	15.2±0.6	16.1±1.3	12.3±1.3	19.8±0.5	18.8±2.2	21.2±0.4	19.5±0.4
Цитоплазма	56.5±1.9	64.6±1.1	64.0±1.8	64.7±0.9	66.0±2.0	64.8±2.7	66.5±0.8	68.2±2.7	70.5±2.1	70.5±2.6
Пластиды	3.8±0.3	4.5±0.4	4.0±0.3	5.3±0.3	5.4±0.4	3.9±0.3	5.6±0.4	4.6±0.8	9.7±0.5	17.4±1.2
Митохондрии	5.9±0.4	6.8±0.4	5.7±0.4	6.7±0.3	6.4±0.5	8.3±0.3	6.8±0.4	5.2±0.4	6.5±0.6	5.1±0.5
Пероксисомы	0.05±0.03	0.06±0.02	0.04±0.01	0.03±0.01	0.04±0.02	0	0.05±0.01	0.03±0.02	0.01±0.01	0.09±0.03
Диктиосомы	0.30±0.03	0.30±0.10	0.25±0.03	0.42±0.04	0.43±0.07	0.41±0.03	0.54±0.02	0.36±0.11	0.30±0.10	0.50±0.10
Ретикулум	0.79±0.07	0.65±0.12	0.74±0.16	0.60±0.04	0.53±0.17	1.21±0.09	0.72±0.03	0.54±0.16	1.03±0.3	0.50±0.12
Цитозоль с рибосомами	45.7±2.8	52.4±1.2	53.3±3.4	51.6±0.9	53.2±3.5	51.0±4.6	52.9±0.6	57.5±3.5	53.3±3.0	47.0±2.1

Примечание. * — у проростков, растущих в камере с недостаточным освещением; ** — для примордиев изучали только внутренние клетки; *** — парциальный объем ядрышка указан в процентах от объема ядра.

ТАБЛИЦА 2

Парциальный объем компонентов внутренних клеток апикальной меристемы побега, бугорков и примордиев листьев у проростков экотипа Landsberg erecta, %

Компоненты клеток	Меристема		Бугорки 3—4-го листьев	Примордии листьев	
	центральная зона	периферическая зона		3—4-го	1-го
Оболочка	5.1±0.4	5.5±0.3	5.0±0.4	4.6±0.2	4.0±0.4
Вакуоли	4.2±0.8	5.6±0.7	2.8±0.7	3.2±0.5	5.4±0.9
Ядро	25.2±3.2	26.2±1.9	23.6±1.7	23.0±1.8	15.2±0.8
Ядрышко*	7.9±1.0	8.8±1.1	14.3±1.1	19.5±2.1	16.1±1.2
Цитоплазма	65.5±3.5	62.7±2.6	68.6±2.8	69.2±1.9	75.4±1.9
Пластиды	5.2±0.6	5.9±0.3	6.0±0.7	7.0±0.7	24.5±1.4
Митохондрии	8.6±0.7	6.6±0.5	6.1±0.6	6.8±0.7	5.8±0.3
Пероксисомы	0.03±0.02	0.05±0.01	0.04±0.01	0.02±0.01	0.06±0.03
Диктиосомы	0.31±0.07	0.32±0.06	0.39±0.11	0.36±0.07	0.14±0.03
Ретикулум	0.34±0.08	0.47±0.03	0.81±0.14	0.48±0.09	0.11±0.03
Цитозоль с рибосомами	51.1±3.0	49.4±2.0	55.3±2.2	54.5±1.7	44.7±1.2

Примечание. * — парциальный объем ядрышка в процентах от объема ядра.

периферической зоны. По полученным в настоящей работе данным, у *Arabidopsis thaliana* интерфазные клетки в центральной зоне достоверно отличаются от клеток периферической зоны только меньшей величиной ядрышка (табл. 5), однако плотность распределения свободных рибосом — продуктов ядрышковой активности — в центральной зоне даже несколько выше, чем в периферической (табл. 7). У тополя отличительным признаком центральной зоны является лишь более частая встречаемость пластид (Васильев, Муравник, 1997а). Отсутствие какой-либо корреляции

ТАБЛИЦА 3

Объем клеток и их компонентов в апексе побега проростков местной популяции, мкм^3

Компоненты клеток	Центральная зона		Периферическая зона		Бугорки 3—4-го листьев		Примордии листьев		
	протодерма	2—3-й слои	протодерма	2—3-й слои	протодерма	2—3-й слои	3—4-го	2-го	1-го
Вся клетка	148	146	142	143	151	151	153	154	152
Оболочка	13.8	9.1	14.3	9.3	11.7	7.7	7.0	7.4	8.2
Вакуоли	13.9	7.9	5.4	5.4	4.2	5.4	3.2	5.2	8.8
Ядро	36.7	34.7	31.4	35.8	37.3	37.5	38.4	32.8	27.8
Ядрышко	3.8	2.3	3.4	5.4	4.6	7.4	7.2	7.0	5.4
Цитоплазма	83.6	94.3	90.9	92.5	97.8	100.4	104.4	108.6	107.2
Пластиды	5.6	6.6	5.7	7.6	5.9	8.5	7.0	15.0	26.3
Митохондрии	8.7	9.9	8.1	9.7	12.5	10.3	8.0	10.0	7.8
Пероксисомы	0.07	0.09	0.06	0.04	0	0.08	0.05	0.02	0.14
Диктиосомы	0.4	0.4	0.4	0.6	0.6	0.8	0.6	0.5	0.8
Ретикулум	1.2	0.9	1.1	0.9	1.8	1.1	0.8	1.6	0.8
Цитозоль	57.7	76.5	75.6	73.7	77.0	79.7	88.0	81.5	71.5

Примечание. У примордиев листьев рассчитывались объемы компонентов только внутренних клеток (дающих начало мезофиллу).

ТАБЛИЦА 4

Объем клеток и их компонентов в апексе побега у проростков экотипа Landsberg erecta, мкм^3

Компоненты клеток	Меристема		Бугорки 3—4-го листьев	Примордии листьев	
	центральная зона	периферическая зона		3—4-го	1-го
Вся клетка	103	101	104	104	113
Оболочка	5.2	5.6	5.2	4.8	4.5
Вакуоли	4.3	5.7	2.9	3.3	6.1
Ядро	26.0	26.4	24.6	23.9	17.2
Ядрышко	2.1	2.3	3.4	4.7	2.8
Цитоплазма	67.5	63.3	71.3	72.0	85.2
Пластиды	5.4	6.0	6.2	7.3	27.7
Митохондрии	8.9	6.7	6.3	7.1	6.6
Пероксисомы	0.03	0.05	0.04	0.02	0.07
Диктиосомы	0.3	0.3	0.4	0.4	0.2
Ретикулум	0.4	0.5	0.8	0.5	0.1
Цитозоль	52.5	49.8	57.6	56.7	50.4

Примечание. В апикальной меристеме и листовых бугорках исследовали только клетки 2—3-го слоев; в примордиях листьев — клетки адаксиальной субпротодермы, дающие начало клеткам палисадного мезофилла.

между темпом деления клеток в зонах апикальной меристемы и ультраструктурой отмечается и для гороха (Lyndon, Robertson, 1976).

Клетки апикальной меристемы побега *A. thaliana*, особенно экотипа Landsberg, самые мелкие (табл. 3, 4) из исследованных видов: *Adonis vernalis* — 924—2877 мкм^3 (Lin, Gifford, 1976), *Nicotiana tabacum* — 650 (Kanchanapoom, Thomas, 1987), *Pisum sativum* — 448—490, 4 вида из сем. *Cucurbitaceae* — 435—495 (Bendich, Gauriloff, 1984), *Populus deltoides* — 331—402 (Васильев, Муравник, 1997а), *Trifolium* sp. — 364 мкм^3 (Lyndon, 1998). Средняя площадь среза клетки апикальной меристемы у резушки не превышает 30 мкм^2, тогда как у *Nicotiana tabacum* в центральной зоне она составляет около 100 мкм^2 (Kanchanapoom, Thomas, 1987), у *Populus deltoides* колеблется в зависимости от зоны или слоя меристемы от 51 до 66 мкм^2 (Васильев, Муравник, 1997а).

На первом месте по объему в апикальной меристеме резушки находится цитозоль с рибосомами, занимающий, как и у тополя, половину (46—53 %, табл. 1 и 2) объема клеток. Несмотря на кажущуюся высокой на снимках насыщенность цитозоля свободными рибосомами, они заполняют в нем не более 5 % объема. Тем не менее пересчет числа рибосом на меристематическую клетку дает весьма внушительную цифру — более 1 млн (табл. 7). У тополя содержание свободных рибосом в 1 мкм^3 цитозоля близкое — 15 000 (Васильев, Муравник, 1997а), однако в пересчете на клетку их число значительно выше — 2.6 млн, что связано с большей величиной клеток. В периферической зоне апикальной меристемы *Adonis aestivalis* концентрация рибосом в несколько раз выше — 50 000 в 1 мкм^3 (Lin, Gifford, 1976).

Клеточные оболочки очень тонкие (в среднем 0.05±0.002 мкм), фибриллярно-гранулярные. Кортикальные микротрубочки выявляются редко.

Как и у других исследованных растений (Васильев, Муравник, 1997 а), 2-е место в клетке по объему (около 25 %, табл. 1 и 2) занимает ядро. У резушки оно в 2—4 раза мельче, чем у других растений (80 мкм^3 у *Cucumis sativus*: Bendich, Gauriloff, 1984; 130 мкм^3 у *Populus deltoides*: Васильев, Муравник, 1997а; 175 мкм^3 у *Pisum sativum*: Lyndon, Robertson, 1976), и доля, занимаемая в нем ядрышком, также значительно ниже (6.6—15.2 % против 45—47 у тополя). Несмотря на это, ядрышко,

ТАБЛИЦА 5

Величина органелл в клетках зон апикальной меристемы побега, листовых бугорков и ближайших к ним примордиев листьев

Зона, слои и органы апекса	Органеллы											
	Ядро		Ядрышко			Пластиды			Митохондрии			Отношение объемов пластиды и митохондрии
	линейные размеры на срезе, мкм		линейные размеры на срезе, мкм		объем 1 ядрышка, мкм^3	линейные размеры на срезе, мкм		объем 1 пластиды, мкм^3	линейные размеры на срезе, мкм		объем 1 митохондрии, мкм^3	
	больший	меньший	больший	меньший		больший	меньший		больший	меньший		
						Местная популяция						
Центральная зона												
протодерма	4.6±0.28	3.9±0.25	2.1±0.13	1.8±0.11	3.56	1.2±0.09	0.4±0.09	0.30	0.7±0.06	0.4±0.02	0.10	3.0
2—3-й слои	4.5±0.19	3.8±0.23	1.8±0.11	1.7±0.14	2.72	1.2±0.04	0.5±0.04	0.38	0.7±0.02	0.4±0.01	0.10	3.8
Периферическая зона												
протодерма	4.4±0.36	3.7±0.33	2.0±0.14	1.8±0.13	3.39	1.2±0.11	0.4±0.01	0.30	0.6±0.04	0.4±0.01	0.08	3.8
2—3-й слои	4.5±0.28	3.9±0.25	2.4±0.12	2.2±0.13	6.08	1.2±0.04	0.6±0.02	0.45	0.7±0.01	0.4±0.01	0.10	4.5
Бугорки 3—4-го листьев												
протодерма	4.7±0.46	3.9±0.35	2.2±0.14	2.0±0.13	4.61	1.4±0.12	0.5±0.04	0.51	0.9±0.09	0.7±0.02	0.25	2.0
2—3-й слои	4.7±0.23	3.9±0.21	2.6±0.13	2.4±0.14	7.84	1.4±0.07	0.5±0.01	0.48	0.9±0.01	0.5±0.01	0.21	2.3
Примордии*												
3—4-го листьев	4.6±0.08	4.0±0.36	2.5±0.11	2.3±0.12	6.92	1.4±0.10	0.5±0.02	0.58	0.7±0.08	0.4±0.02	0.14	4.1
2-го листа	4.6±0.21	3.7±0.26	2.5±0.14	2.3±0.13	6.92	1.3±0.14	0.8±0.05	0.71	0.9±0.10	0.5±0.02	0.19	4.1
1-го листа	4.1±0.18	3.6±0.19	2.3±0.14	2.1±0.12	5.31	1.9±0.13	0.8±0.04	1.51	0.8±0.10	0.5±0.02	0.17	8.9
						Экотип Landsberg erecta						
Центральная зона	4.3±0.22	3.4±0.13	1.8±0.10	1.5±0.10	2.12	1.1±0.04	0.5±0.02	0.32	0.7±0.02	0.5±0.02	0.13	2.5
Периферическая зона	4.4±0.12	3.4±0.11	2.0±0.19	1.6±0.07	2.67	1.1±0.04	0.5±0.02	0.32	0.7±0.03	0.5±0.01	0.13	2.5
Бугорки 3—4-го листьев	4.3±0.21	3.3±0.12	2.2±0.07	1.7±0.03	3.33	1.2±0.04	0.6±0.02	0.45	0.8±0.03	0.5±0.01	0.17	2.6
Примордии												
4-го листа	4.2±0.13	3.3±0.12	2.3±0.10	1.9±0.08	4.61	1.1±0.03	0.6±0.02	0.38	0.8±0.02	0.5±0.01	0.17	2.2
1-го листа	3.9±0.05	2.9±0.12	2.1±0.05	1.6±0.04	2.81	1.9±0.04	1.0±0.02	1.89	0.8±0.01	0.5±0.01	0.17	11.1

Зона, слои и органы апекса	Органеллы								
	Пероксимы			Диктиосомы			Вакуоли		
	линейные размеры на срезе, мкм		объем 1 пероксимы, мкм^3	линейные размеры на срезе, мкм		объем 1 диктиосомы, мкм^3	диаметр, мкм		объем 1 вакуоли, мкм^3
	больший	меньший		больший	меньший		больший	меньший	
Местная популяция									
Центральная зона									
протодерма	0.5±0.05	0.2±0.03	0.026	0.5±0.06	0.1±0.03	0.028	0.4±0.12	0.3±0.05	0.019
2—3-й слои	0.5±0.01	0.2±0.01	0.028	0.6±0.01	0.1±0.01	0.039	0.6±0.05	0.5±0.01	0.079
Периферическая зона									
протодерма	0.5±0.06	0.2±0.03	0.024	0.5±0.07	0.1±0.01	0.029	0.4±0.08	0.3±0.07	0.019
2—3-й слои	0.4±0.01	0.2±0.01	0.018	0.6±0.01	0.1±0.01	0.034	0.6±0.02	0.4±0.01	0.050
Бугорки 3-го листа									
протодерма	Не обнаружены			0.5±0.09	0.1±0.01	0.025	0.5±0.05	0.4±0.04	0.042
2—3-й слои	0.5±0.02	0.2±0.03	0.024	0.7±0.01	0.1±0.01	0.040	0.6±0.03	0.4±0.04	0.050
Примордии									
3—4-го листьев	0.4±0.03	0.2±0.02	0.018	0.7±0.02	0.1±0.01	0.043	0.5±0.05	0.4±0.04	0.042
2-го листа	0.4±0.12	0.2±0.03	0.012	0.6±0.01	0.1±0.01	0.037	0.6±0.11	0.4±0.07	0.050
1-го листа	0.5±0.13	0.2±0.03	0.026	0.5±0.02	0.2±0.01	0.042	0.7±0.07	0.5±0.05	0.092
Экотип Landsberg erecta									
Центральная зона	0.3±0.05	0.2±0.02	0.008	0.6±0.01	0.1±0.01	0.024	0.6±0.03	0.4±0.02	0.050
Периферическая зона	0.3±0.02	0.2±0.01	0.011	0.5±0.01	0.1±0.01	0.024	0.6±0.04	0.5±0.03	0.079
Бугорки 3—4-го листьев	0.3±0.05	0.2±0.01	0.009	0.6±0.01	0.1±0.01	0.033	0.7±0.04	0.5±0.03	0.092
Примордии									
3—4-го листьев	0.3±0.09	0.2±0.01	0.011	0.6±0.02	0.1±0.01	0.037	0.9±0.04	0.5±0.04	0.118
1-го листа	0.3±0.03	0.2±0.02	0.011	0.5±0.01	0.1±0.01	0.025	0.8±0.05	0.5±0.04	0.105

Примечание. * — определяли величину органелл только во внутренних клетках.

ТАБЛИЦА 6

Число органелл в клетках апекса побега

Зона, слои и органы апекса	Органеллы									
	Пластиды		Митохондрии		Пероксисомы		Диктиосомы		Вакуоли	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Местная популяция										
Центральная зона										
протодерма	1.9 ± 0.6	7	6.5 ± 0.7	45	0.2 ± 0.1	4	0.9 ± 0.3	7	5.3 ± 0.9	28
2—3-й слои	2.7 ± 0.3	14	7.0 ± 0.9	66	0.2 ± 0.1	2	1.2 ± 0.2	9	6.2 ± 0.5	52
Периферическая зона										
протодерма	1.6 ± 0.4	6	6.0 ± 1.0	51	0.1 ± 0.1	2	0.9 ± 0.2	9	4.8 ± 0.6	45
2—3-й слои	2.4 ± 0.1	12	6.7 ± 0.5	52	0.1 ± 0.1	2	1.4 ± 0.1	10	5.3 ± 0.4	51
Бугорки 3—4-го листьев										
протодерма	2.2 ± 0.4	9	8.5 ± 1.0	46	0	0	1.5 ± 0.2	11	4.5 ± 0.5	40
2—3-й слои	2.1 ± 0.4	7	7.7 ± 0.8	54	0.2 ± 0.2	2	1.7 ± 0.1	10	4.8 ± 0.5	39
Примордии										
3—4-го листьев	2.2 ± 0.4	10	8.8 ± 1.2	75	0.2 ± 0.1	3	1.6 ± 0.2	12	3.6 ± 0.2	33
2-го листа	3.4 ± 0.5	14	7.5 ± 1.0	53	0.1 ± 0.1	1	1.2 ± 0.2	9	4.9 ± 0.3	40
1-го листа	3.8 ± 0.5	10	6.2 ± 0.9	45	0.3 ± 0.2	3	1.1 ± 0.3	7	5.9 ± 0.4	40
Экотип Landsberg erecta										
Центральная зона	2.1 ± 0.2	9	5.5 ± 0.2	33	0.2 ± 0.1	2	0.7 ± 0.1	4	2.5 ± 0.5	15
Периферическая зона	2.6 ± 0.1	12	4.7 ± 0.1	30	0.2 ± 0.1	4	0.9 ± 0.1	6	3.4 ± 0.2	21
Бугорки 3—4-го листьев	3.0 ± 0.2	13	5.0 ± 0.2	29	0.2 ± 0.1	3	1.0 ± 0.1	4	2.1 ± 0.1	12
Примордии										
3—4-го листьев	3.2 ± 0.2	13	5.6 ± 0.3	33	0.1 ± 0.1	2	1.1 ± 0.1	6	1.9 ± 0.3	9
1-го листа	5.0 ± 0.4	10	7.1 ± 0.4	35	0.4 ± 0.2	4	0.7 ± 0.1	4	4.0 ± 0.3	15

Примечание. А — на срез клетки, Б — на всю клетку.

ТАБЛИЦА 7

Плотность распределения цитоплазматических рибосом в клетках апекса побега проростков местной популяции

Зона и орган апекса	Число рибосом в цитозоле		
	на 1 мкм^2	на 1 мкм^3	на всю клетку
Центральная зона меристемы	1220±60	16200	1239300
Периферическая зона меристемы	1030±38	13700	1009690
Бугорки 4-го листа	970±36	12900	1028130
Примордии 4-го листа (длиной 200 мкм)	1400±58	18600	1329900

которое в ядре резушки одно, по объему превосходит все другие органеллы меристематической клетки, оно значительно (в 10 раз!) крупнее пластид и митохондрий (табл. 5). Гранулярный компонент в нем располагается в основном на периферии, но часть его встречается и в глубине ядрышка, где сосредоточен фибриллярный компонент (табл. I, *а*).

Ядро и цитозоль с рибосомами вместе занимают 86.1—90.7 % объема клетки (у тополя 70—77.8 %). Ядерно-цитоплазматическое отношение высокое — 0.34—0.43. Вакуолизированы клетки (3.8—9.4 % в зависимости от зоны и клеточного слоя меристемы) слабее, чем у тополя (4.7—10.2 %), но несколько сильнее, чем у гороха, у которого доля вакуолей не превышает 1 % клеточного объема (Lyndon, Robertson, 1976). В меристематических клетках проростков местной популяции находится несколько десятков вакуолей — больше, чем в клетках экотипа Landsberg erecta (табл. 6), у гороха же их число на клетку не превышает 3 (у других растений число вакуолей в клетках меристемы не определяли). Вакуоли очень мелкие, значительно мельче митохондрий (табл. 5), обычно имеют эллипсоидальную форму и прозрачное содержимое. По крайней мере часть из них выполняет лизосомную функцию, на что указывают находящиеся в них мембранные элементы и инвагинации тонопласта, вдающиеся в вакуоль и содержащие цитоплазму.

Пластиды и митохондрии вместе занимают в меристеме около 10 % клеточного объема (табл. 1, 2). Это несколько больше, чем у тополя, и столько же, сколько у гороха и огурца. При этом, как и в клетках меристемы *Salix purpurea* (Berggren, 1984) и *Trichocereus pachanoi* (Mauseth, 1982), доля митохондрий достоверно выше доли пластид, тогда как у *Populus deltoides* (Васильев, Муравник, 1997а), *Cucumis melo* (Bendich, Gauriloff, 1984) и *Pisum sativum* (Lyndon, Robertson, 1976) обе органеллы занимают примерно одинаковый относительный объем. Число митохондрий на клетку всегда в несколько раз больше числа пластид (в 4.3—8.5 раза у местной популяции и в 2.5—3.7 — у экотипа Landsberg, табл. 6). У проростков местной популяции среднее число пластид в протодерме (6—7) ниже, чем в клетках 2—3-го слоев (12—14), в центральной зоне их практически столько же, сколько и в периферической, тогда как у экотипа Landsberg в первой (9) их несколько меньше, чем во второй (12). По числу пластид на клетку *Arabidopsis thaliana* близок к *Pisum sativum* (12 — Lyndon, Robertson, 1976), *Spinacia oleracea* (10 — Cran, Possingham, 1972) и *Epilobium hirsutum* (11 — Anton-Lamprecht, 1967) и отличается в меньшую сторону от *Trichocereus pachanoi* (35 — Mauseth, 1982) и *Populus deltoides* (30—36 — Васильев, Муравник, 1997а).

Пластиды в меристеме резушки, как правило, бескрахмальные, полиморфные, мелкие, лишь в 2.5—4.0 раза крупнее митохондрий по объему (табл. 5), но у тополя обе органеллы, особенно пластиды, еще мельче. Как и у тополя, небольшая часть срезов пластид содержит чашевидные инвагинации. В одной и той же клетке апикальной меристемы могут находиться пластиды 2 типов — лейкопласты с неболь-

ТАБЛИЦА 8

Количественные показатели структуры пластид периферической зоны апикальной меристемы и примордиев 4-го листа длиной 200 мкм (местная популяция)

Параметр		Апикальная меристема	Примордии 4-го листа
Парциальный объем компонентов пластид			
Оболочка		8.4±0.5	8.4±0.7
Граны		0	2.6±0.6
Спаренные тилакоиды		1.0±0.2	4.9±1.1
Одиночные тилакоиды		2.6±0.4	4.9±0.6
Периферический ретикулум		0.2±0.1	0.5±0.2
Пластоглобулы		0.4±0.1	0.4±0.1
Крахмальные зерна		0	0.62±0.28
Строма		87.4±1.2	77.7±1.5
Число на срез и размер (мкм) компонентов пластид			
Граны	число	0	1.84±0.68
	диаметр	0	0.45±0.04
Спаренные тилакоиды	число	0.86±0.12	3.23±0.76
	диаметр	0.15±0.01	0.38±0.03
Одиночные тилакоиды	число	1.15±0.10	0.37±0.09
	диаметр	0.42±0.06	0.45±0.04
Крахмальные зерна	число	0	0.17±0.04
	диаметр	0	0.35±0.04 ×0.25±0.04
Пластоглобулы	число	0.93±0.25	1.76±0.59
	диаметр	0.06±0.002	0.06±0.001
Число и объем ($мкм^3$) компонентов на пластиду			
Граны	число	0	10
	объем	0	0.08
Спаренные тилакоиды	число	10	43
	объем	0.006	0.16
Одиночные тилакоиды	число	8	67
	объем	0.016	0.16
Крахмальные зерна	число	0	2
	объем	0	0.02
Пластоглобулы	число	19	115
	объем	0.002	0.013
Число и объем ($мкм^3$) компонентов пластид на клетку			
Граны	число	0	109
	объем	0	0.94
Спаренные тилакоиды	число	126	476
	объем	0.08	1.76
Одиночные тилакоиды	число	100	735
	объем	0.20	1.76
Крахмальные зерна	число	0	19
	объем	0	0.22
Пластоглобулы	число	260	1270
	объем	0.03	0.144

ТАБЛИЦА 9

Площадь поверхности внутренних мембран пластид и митохондрий во 2—3-м клеточных слоях апикальной меристемы и примордиев 4-го листа у проростков природной популяции, мкм^2

Тип клеток	Пластиды			Митохондрии		
	в 1 мкм^3	в 1 пластиде	во всей клетке	в 1 мкм^3	в 1 митохондрии	во всей клетке
Внутренние слои клеток периферической зоны	5.1±1.1	3.2	39	18.5±1.1	3.4	180
Внутренние слои клеток примордия 4-го листа (высотой 200 мкм)	24.4±1.4	79.8	798	15.4±1.7	3.1	139

шим (0—3 на срез органеллы) числом одиночных тилакоидов (табл. I, *б*) и ювенильные агранальные хлоропласты с зачаточной тилакоидной системой, состоящей только из спаренных и одиночных тилакоидов (табл. I, *в*). Однако и в хлоропластах одиночные тилакоиды встречаются чаще, чем спаренные (табл. 8). В клетках апикальной меристемы проростков обеих форм, выращенных при недостатке света, образуются еще и гранальные хлоропласты, тилакоидная система которых содержит несколько мелких (из 3—5 тилакоидов) гран (табл. I, *г*). В пересчете на клетку площадь поверхности внутренних мембран пластид в несколько раз меньше таковой митохондрий (табл. 9). Пластиды практически полностью заполнены стромой, в которой находится небольшое (по глазомерной оценке) число рибосом и несколько светлых зон с фибриллами ДНК; иногда попадаются единичные или собранные в группы по 4—5 очень мелкие (табл. 8) пластоглобулы. У тополя пластоглобулы несколько крупнее, но число их на пластиду (9 шт.) и клетку значительно ниже.

Среднее число митохондрий на клетку апикальной меристемы побега у проростков местной популяции колеблется в зависимости от зоны и слоя от 25 до 52, у экотипа Landsberg erecta в периферической зоне оно составляет 20 (табл. 6), в апикальной меристеме корня, по литературным данным (Fujie et al., 1993), — 65. Для сравнения: 1 клетка апикальной меристемы побега *Trichocereus pachanoi* содержит 48 митохондрий (Mauseth, 1982), *Epilobium hirsutum* — 60 (Anton-Lamprecht, 1967), *Pisum sativum* — 70 (Lyndon, Robertson, 1976), *Populus suaveolens* — 120 (Васильев, Муравник, 1997а).

Митохондрии имеют более правильную и постоянную, чем пластиды, на срезах эллиптическую, реже округлую форму. В митохондриальном матриксе, электронная плотность которого ниже таковой стромы пластид, видны 5—10 (на срез органеллы) рибосом и ДНК-зоны. Кристы митохондрий развиты довольно слабо (табл. 9; табл. II, *а*), приблизительно так же, как и в меристематических клетках *Populus deltoides* (Васильев, Муравник, 1997б).

Пероксисомы в меристематических клетках резушки — очень мелкие (почти в 4 раза мельче митохондрий по объему, табл. 5) и редкие (по 2—4 на клетку, табл. 6) органеллы, обычно имеющие форму цилиндра или удлиненного эллипсоида, редко гантели (деление) и содержащие гетерогенный матрикс (табл. II, *в*). Как и у тополя (Васильев, Муравник, 1997а) и гороха (Lyndon, Robertson, 1976), занимаемый ими в клетке объем — минимальный из всех ее компонентов (табл. 1 и 2).

В клетках апикальной меристемы побега резушки, особенно у формы Landsberg, гранулярный эндоплазматический ретикулум развит слабо, несколько слабее (табл. 1—4), чем у тополя (парциальный объем 0.9—1.7 %, Васильев, Муравник, 1997а). Активность другого компонента эндомембранной системы — аппарата Гольджи, судя по парциальному объему (табл. 1, 2) и числу (особенно у формы Landsberg, табл. 6) диктиосом, числу секреторных пузырьков у резушки также ниже, и диктиосомы по диаметру и числу (4—5 против 5—7) цистерн, индивидуальному объему (табл. 5) заметно мельче. Край цистерн окнами не перфорирован, а лишь несколько вздут. Транс-Гольджи ретикулум и связанные с ним окаймленные пузырьки (в числе 1—3 на срез и в диаметре в среднем 0.065 мкм, табл. II, *в*) выявляются лишь у немногих срезов диктиосом. Расположенные вблизи диктиосом гладкие секреторные пузырьки мелкие, редкие (в числе обычно не более 3), 2 типов: гранулярно-фибриллярные, диаметром в среднем 0.055 мкм и более или менее гомогенные плотные диаметром 0.040 мкм. На удалении от диктиосом (в том числе у плазмалеммы) попадаются в основном фибриллярные пузырьки; средняя частота их встречаемости составляет 1.6 ± 0.2 на 1 мкм^2 или 20 на 1 мкм^3 цитозоля. По современным представлениям (Robinson, 1996; Neuhaus, Rogers, 1998; Robinson et al., 1998), окаймленные пузырьки содержат лизосомные кислые гидролазы. Вскоре после отпочковывания от транс-Гольджи ретикулума или транс-цистерны диктиосомы они теряют окаймление и включаются в вакуоли-лизосомы или мультивезикулярные тельца, которые встречаются, хотя и редко, у *Arabidopsis thaliana*. Можно предположить такие же последовательность событий и функцию для пузырьков меристематических клеток этого растения. При этом у резушки, судя по размерам и структуре, дериватами окаймленных пузырьков являются гомогенные пузырьки. Более крупные пузырьки выполняют основную функцию аппарата Гольджи — синтез и секрецию полисахаридов матрикса клеточной оболочки. Частота их распределения в цитозоле такая же, как и в растущих клетках колеоптиля *Avena sativa* (Phillips et al., 1988).

Если допустить, что у проростков местной популяции зрелая апикальная меристема, как и у экотипа Wassilewskaya, имеет диаметр 70 мкм и состоит из 450 клеток (Medford et al., 1992), то она должна содержать в среднем около 5300 пластид, 23 400 митохондрий, 900 пероксисом, 4000 диктиосом и 1.17 млрд рибосом.

При заложении листа (в листовых бугорках) величина клеток и количественные показатели их компонентов достоверно не изменяются. Исключение составляют лишь увеличение объема цитозоля за счет уменьшения вакуолизации (в результате уменьшения числа, но не размера вакуолей) клеток и увеличение парциального и абсолютного размеров ядрышка. Эти изменения следует рассматривать лишь как «усиление меристематичности» клеток, но не как начало их дифференциации. Уменьшение вакуолизации отмечается и для клеток листовых бугорков *Populus deltoides* (Васильев, Муравник, 1997а). Достоверное уменьшение парциального объема вакуолей, а также недостоверное увеличение объема диктиосом и увеличение объема пластид происходит при заложении листа у *Echinocereus engelmannii* (Mauseth, 1982). В то же время у *Pisum sativum* в листовом бугорке число на клетку вакуолей увеличивается, как и число пластид, митохондрий, пероксисом и диктиосом при одновременном сокращении их индивидуального объема (Lyndon, Robertson, 1976).

На следующем этапе (в примордиях 3—4-го листьев длиной 35—40 мкм) закономерных и достоверных изменений количественных признаков структуры клеток у резушки не происходит. Первый признак дифференциации на субклеточном уровне, свидетельствующий о переключении морфогенетической программы, проявляется в примордиях 2-го листа. Это резкое увеличение парциального и абсолютного объемов пластид на клетку (табл. 1 и 3) исключительно за счет увеличения их размера (точнее толщины, табл. 5), но не числа (табл. 6). При этом соответственно сокращается объем цитозоля (при неизменном объеме остальных клеточных компонентов и клеток в целом). Таким образом, дифференциация клеток в апексе побега, связанная с развитием листа, начинается у *Arabidopsis thaliana* с изменения всего 3 сцепленных между собой количественных признаков из 53 исследованных.

На завершающем этапе внутрипочечного роста листа (в примордиях 1-го и 4-го листьев длиной 100 и 200 мкм соответственно) изменяются уже более 10 количественных признаков. Рост пластид продолжается, причем увеличение их индивидуального объема происходит за счет увеличения как их толщины, так и длины. В пластидах развивается тилакоидная система (табл. 8; табл. II, *г*): по сравнению с апикальной меристемой средний диаметр спаренных тилакоидов увеличивается в 2.5 раза, число их в 1 пластиде — в 4.3, число одиночных тилакоидов (в основном

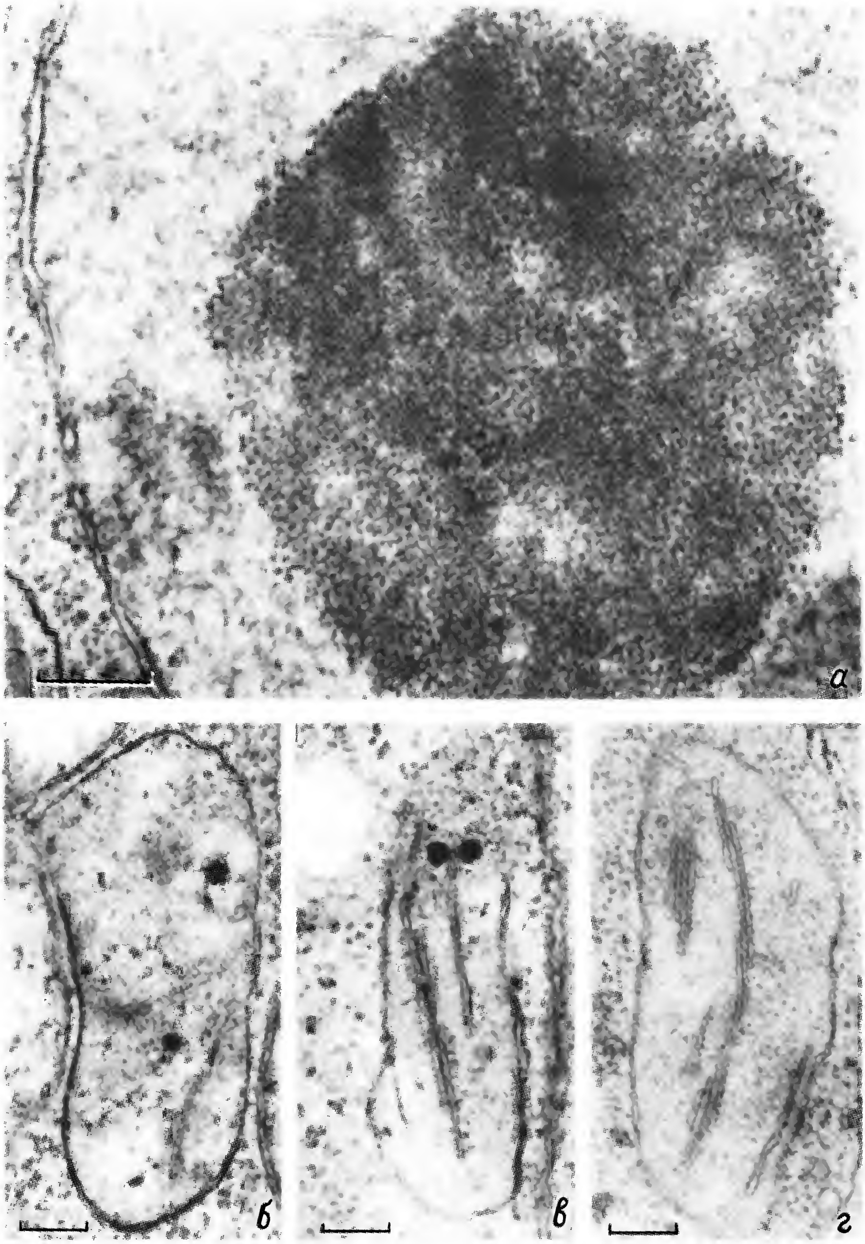

Таблица I. Компоненты клеток 2-го слоя периферической зоны апикальной меристемы побега *Arabidopsis thaliana.*

а — ядрышко; *б—г* — пластиды: *б* — лейкопласт, *в* — хлоропласт со спаренными тилакоидами, *г* — хлоропласт со спаренными тилакоидами и небольшими гранами. Масштабная линейка — 0.15 мкм.

К с. 77

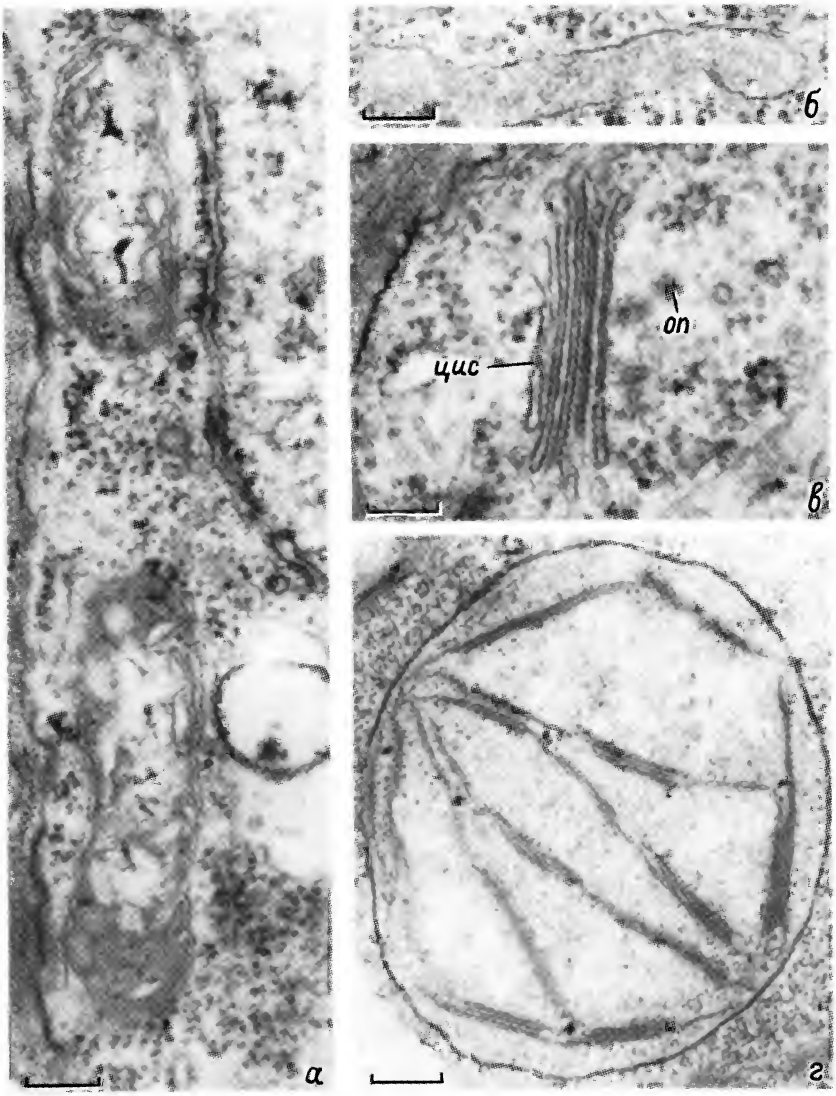

Таблица II. Компоненты клеток апикальной меристемы (*а—в*) и примордия 1-го листа длиной 100 мкм (*г*) из апекса побега *Arabidopsis thaliana.*

а — 2 митохондрии, *б* — пероксисома, *в* — диктиосома, *г* — хлоропласт. *оп* — окаймленный пузырек, *цис* — цис-сторона диктиосомы. Масштабная линейка: *а*, *б* — 0.15 мкм; *в* — 0.1 мкм; *г* — 0.25 мкм.

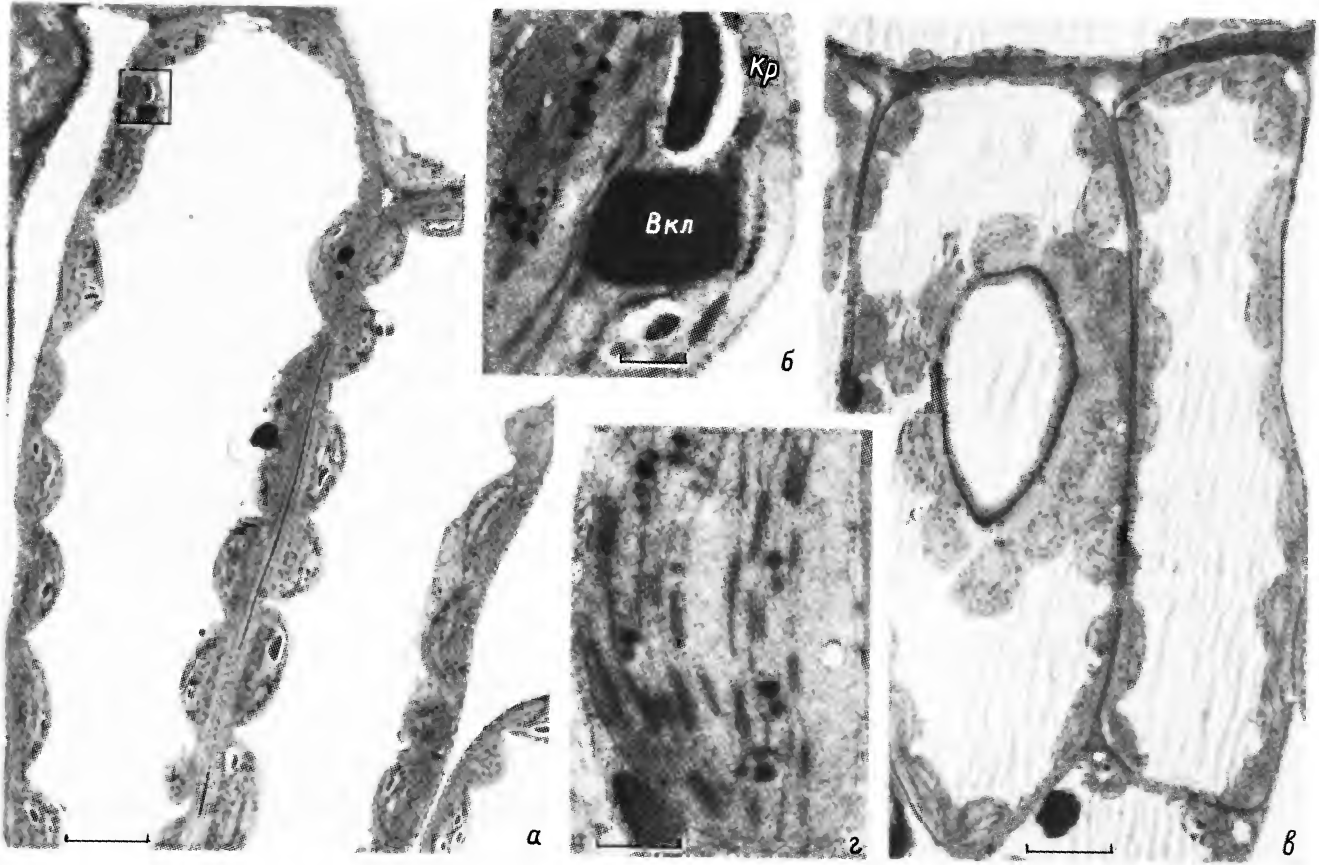

Таблица I. Клетки палисадной паренхимы (*а*, *в*) и фрагменты хлоропластов (*б*, *г*) листьев растений *Dianthus repens*, произрастающих на Полярном Урале на почвах с избытком никеля (*а*, *б*) и на сланцевых почвах (*в*, *г*).

В рамке на фиг. *а* показано местонахождение фрагмента *б*. *кр* — крахмал, *вкл* — осмиофильное включение. Масштабная линейка: *а*, *в* — 5 мкм, *б*, *г* — 0.5 мкм.

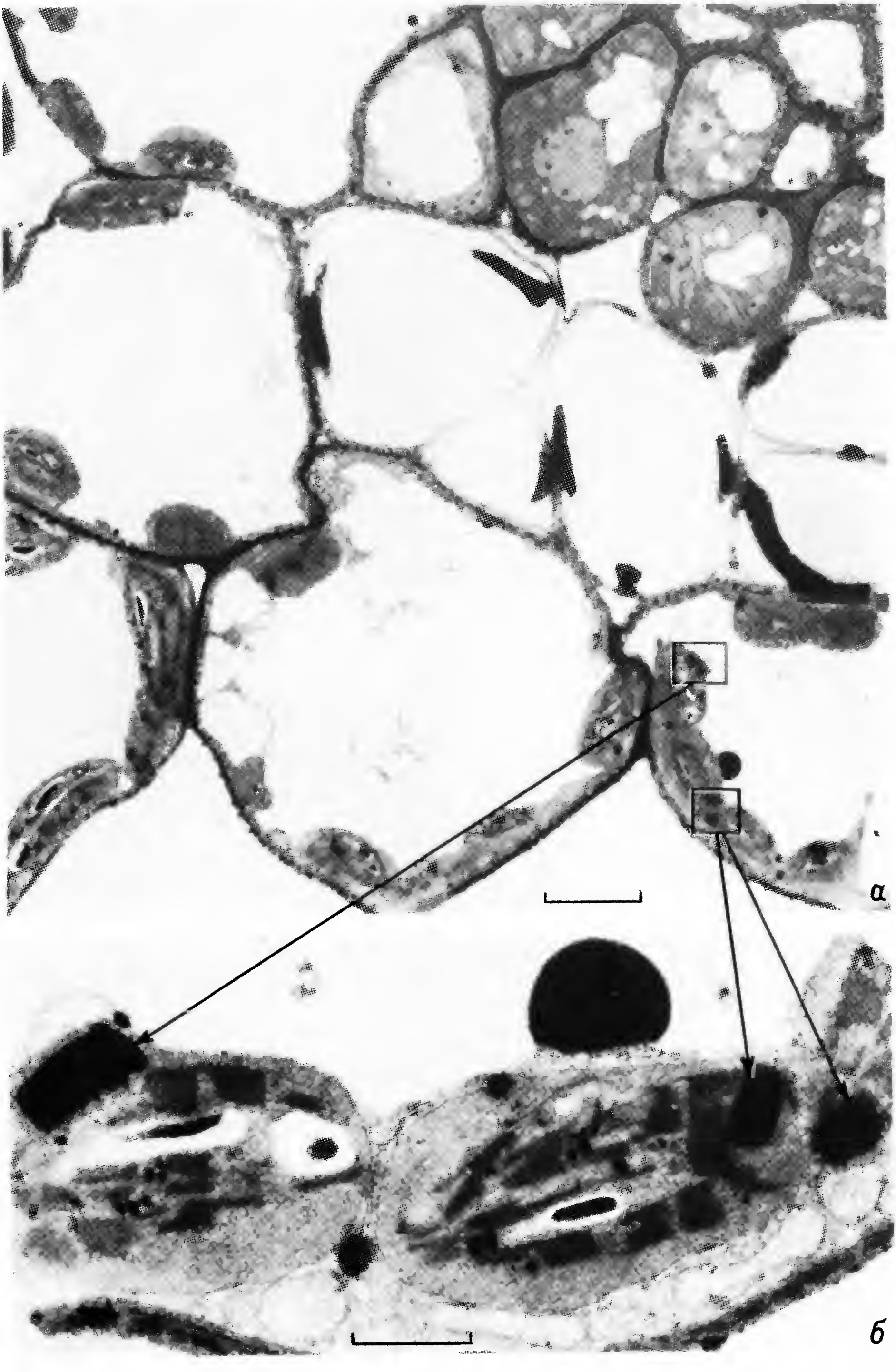

Таблица II. Пучок листа (*а*) и фрагменты клеток обкладки пучка (*б*) листа *Dianthus repens*, произрастающего на Полярном Урале на почвах с избытком никеля.

В рамочках на фиг. *а* показаны осмиофильные включения в хлоропластах (*б*). Масштабная линейка: *а* — 6 мкм, *б* — 1 мкм.

соединяющих спаренные тилакоиды и граны) — в 8.4 раза, все хлоропласты содержат небольшое число мелких (из 3—6 тилакоидов) гран. Площадь поверхности тилакоидных мембран в пересчете на клетку увеличивается в 20.5 раз, тогда как площадь внутренних митохондриальных мембран даже несколько сокращается (табл. 9), и теперь первая превосходит вторую в 5.7 раз. В пластидах появляются небольшие крахмальные зерна, значительно увеличивается частота встречаемости пластоглобул при неизменно небольшом их размере. Начинается рост пероксисом, особенно отчетливо выраженный у проростков местной популяции (табл. 1, 3 и 5). При этом число пластид, митохондрий, пероксисом, диктиосом и вакуолей на клетку достоверно не изменяется — указание на то, что темп их репликации по-прежнему совпадает с темпом деления клеток. Размеры ядра и ядрышка сокращаются, однако плотность распределения цитоплазматических рибосом увеличивается (табл. 7). Эти изменения ультраструктуры клеток не сопровождаются увеличением их размеров: клетки примордиев, как и клетки апикальной меристемы, только делятся, объем их не увеличивается, хотя форма изменяется от почти изодиаметрической до цилиндрической (отношение длины к ширине 3 : 1 в 1-м листе); межклетники отсутствуют.

Отсюда следует, что из 4 изученных стадий внутрипочечного развития листа наибольшее число генов, ответственных за количественные признаки клеток, подвергается экспрессии на 4-й стадии, однако и на этой стадии большинство признаков не изменяется.

Таким образом, данные настоящей работы, как и данные других исследователей (Lyndon, Robertson, 1976; Mauseth, 1982), показывают, что на субклеточном уровне первые признаки дифференциации идентифицируются еще в меристематических клетках, до начала их роста, значительно раньше, чем на клеточном уровне, и по характеру и времени проявления могут различаться у разных растений.

Благодарю Н. К. Котееву за помощь и ценные советы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49612).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа тополя (*Populus deltoides*) в ходе жизненного цикла. 3. Палисадный мезофилл в ходе осеннего старения листа // Цитология. 1997. Т. 39. № 9. С. 794—808.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. 1. Апикальная меристема побега // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 7. С. 1—17.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*). 2. Палисадный мезофилл в ходе роста // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 9. С. 1—13.

Anton-Lamprecht I. Anzahl und Vermehrung der Zellorganellen im Scheitelmeristem von *Epilobium* // Ber. Dtsch Bot. Ges. 1967. Bd 80. H. 11. S. 747—754.

Barton M. K., Poethig R. S. Formation of the shoot apical meristem in *Arabidopsis thaliana:* an analysis of development in the wild type and in the shoot meristemless mutant // Development. 1993. Vol. 119. N 3. P. 823—831.

Bendich A. J., Gauriloff L. P. Morphometric analysis of cucurbit mitochondria: the relationship between chondriome volume and DNA content // Protoplasma. 1984. Vol. 119. N 1-2. P. 1—7.

Berggren B. Ultrastructure of the histological zones in growing vegetative buds of *Salix* spp. // Nord. J. Bot. 1984. Vol. 4. N. 6. P. 771—789.

Brown J. A. M., Miksche J. P., Smith H. H. An analysis of H^3-thymidine distribution throughout the vegetative meristem of *Arabidopsis thaliana* // Radiat. Bot. 1964. Vol. 4. N 2. P. 107—113.

Clark S. E. Organ formation at the vegetative shoot meristem // Plant Cell. 1997. Vol. 9. N 7. P. 1067—1076.

Cran D. G., Possingham J. V. Variation of plastid types in spinach // Protoplasma. 1972. Vol. 74. N 4. P. 345—356.

Fujie M., Kuroiwa H., Kawano S., Kuroiwa T. Studies on the behavior of organelles and their nucleoids in the root apical meristem of *Arabidopsis thaliana* // Planta. 1993. Vol. 189. N 3. P. 443—452.

Hülskamp M., Misera S., Jurgens G. Genetic dissection of trichome development in *Arabidopsis* // Cell. 1994. Vol. 76. N 4. P. 555—566.

Kanchanapoom M. L., Thomas J. F. Quantitative ultrastructural changes in tunica and corpus cells of the shoot apex of *Nicotiana tabacum* during the transition to flowering // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 2. P. 241—249.

Kerstetter R. A., Hake S. Shoot meristem formation in vegetative development // Plant Cell. 1997. Vol. 9. N 7. P. 1001—1010.

Leyser H. M. O., Furner I. J. Characterization of three shoot apical meristems of *Arabidopsis thaliana* // Development. 1992. Vol. 116. N 2. P. 397—403.

Lin Y., Gifford E. M. The distribution of ribosomes in the vegetative and floral apices of *Adonis aestivalis* // Can. J. Bot. 1976. Vol. 54. N 21. P. 2478—2483.

Lyndon R. F. The shoot apical meristem. Its growth and development // Development and cell biology series. Cambridge, 1998. 277 p.

Lyndon R. F., Robertson E. S. The quantitative ultrastructure in the pea shoot apex in relation to leaf initiation // Protoplasma. 1976.Vol. 87. N 4. P. 387—402.

Mansfield S. G., Briarty L. G. The dynamics of seedling and cotyledon cell development in *Arabidopsis thaliana* during reserve mobilization // Internat. J. Plant Sci. 1996. Vol. 157. N 3. P. 280—293.

Mauseth J. D. A morphometric study of the ultrastructure of *Echinocereus engelmannii* (*Cactaceae*). II. The mature, zonate shoot apical meristem // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68. N 1. P. 96—100.

Mauseth J. D. A morphometric study of the ultrastructure of *Echinocereus engelmannii* (*Cactaceae*). IV. Leaf and spine primordia // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. N 4. P. 546—550.

Meier D., Lichtenthaler H. K. Ultrastructural development of chloroplasts in radish seedlings grown at high-and low-light conditions and in the presence of herbicide bentazon // Protoplasma. 1981. Vol. 107. N 1-2. P. 195—202.

Medford J. I., Behringer F. J., Callos J. D., Feldmann K. A. Normal and abnormal development in the Arabidopsis vegetative shoot apex // Plant Cell. 1992. Vol. 4. N 6. P. 631—643.

Medford J. I., Callos J. D., Behringer F. J., Link B. M. Development of the vegetative shoot apical meristem // Arabidopsis. Plainville; NY, 1994. P. 355—378.

Miksche J. P., Brown J. A. M. Development of vegetative and floral meristems of *Arabidopsis thaliana* // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. N 6. P. 533—537.

Neuhaus J.-M., Rogers J. C. Sorting of proteins to vacuoles in plant cells // Plant Molec. Biol. 1998. Vol. 38. N 1-2. P. 127—144.

Phillips G. D., Preshaw C., Steer M. W. Dictyosome vesicle production and plasma membrane turnover in auxin-stimulated outer epidermal cells of coleoptile segments from *Avena sativa* // Protoplasma. 1988. Vol. 145. N 1. P. 59—65.

Poethig R. S. Leaf morphogenesis in flowering plants // Plant Cell. 1997. Vol. 9. N 7. P. 1077—1087.

Pyke K. A., Leech R. M. Chloroplast division and expansion in radically altered by nuclear mutations *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. N 3. P. 1005—1008.

Pyke K. A., Leech R. M. A genetic analysis of chloroplast division and expansion in *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. N 1. P. 201—204.

Pyke K. A., Marrison J. L., Leech R. M. Temporal and spatial development of the cells of the expanding first leaf of *Arabidopsis thaliana* // J. Experim. Bot. 1991. Vol. 42. N 244. P. 1407—1416.

Robinson D. G. Clathrin-mediated trafficking // Trends Plant Sci. 1996. Vol. 1. N 10. P. 349—355.

Robinson D. G., Hinz G., Holstein S. E. H. The molecular characterization of transport vesicles // Plant Molec. Biol. 1998. Vol. 38. N 1-2. P. 49—76.

Telfer A., Poethig R. S. Leaf development in *Arabidopsis* // Arabidopsis. Plainview, Cold Spring Harbor Labor. Press, 1994. P. 379—401.

Tsukaya H. Developmental genetics of leaf morphogenesis in dicotyledonous plants // J. Plant Res. 1995. Vol. 108. N 1092. P. 407—416.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 XII 1999

SUMMARY

A comparative analysis of changes in numerical ultrastructural parameters of cell components in the shoot apex of seedlings of local population and Landsberg erecta ecotype has been made in relation to leaf initiation and early growth. It was established, in particular, that in the peripheral zone of the apical meristem at the stage of fifth leaf initiation, the cells being 143 μm³ in mean volume contains on average 12 plastids, 52 mitochondria, 2 very small (0.02 μm³) peroxisomes, 10 dictyosomes and 51 tiny (0.05 μm³) vacuoles. The values of all parameters studied do not change significantly during leaf initiation. The first indication of differentiation, the increase of size and volume density of plastids, manifested in leaf primordia 70 μm in length. At the next stage, more than 10 characters are changed which concern not only plastids but also other cell components.

УДК 581.174.1 : 582.669.2 : 546.74 Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 8

© И. М. Кравкина

СТРУКТУРА ХЛОРОПЛАСТОВ КЛЕТОК ХЛОРЕНХИМЫ ЛИСТА *DIANTHUS REPENS* (*CARYOPHYLLACEAE*) ПРИ ИЗБЫТКЕ НИКЕЛЯ В ПОЧВЕ

I. M. KRAVKINA. THE CHLOROPLAST STRUCTURE IN LEAF CHLORENCHYMA CELLS OF *DIANTHUS REPENS* (*CARYOPHYLLACEAE*) IN RESPONSE TO HIGH CONCENTRATIONS OF SOIL NICKEL

Проведено сравнительное исследование хлоропластов хлоренхимы листа растений *Dianthus repens*, произрастающих на Полярном Урале в контрастных геохимических условиях: на почвах с избытком никеля и на типичных зональных кислых сланцевых почвах. В условиях избытка почвенного никеля в хлоропластах клеток обкладок, а также, в клетках палисадной и губчатой паренхим выявлено наличие крупных осмиофильных включений, которые могут, по-видимому, быть интерпретированы как белково-никелевые комплексы.

Ключевые слова: лист, структура, никель, Полярный Урал, *Dianthus repens*.

До недавнего времени никель не рассматривали как биологически важный элемент, и только в 1980-е гг. было выяснено, что никель является необходимым элементом для роста всех высших растений (Brown et al., 1987).

Исследование содержания никеля в листьях *Glycine max* cv. Williams (Cataldo et al., 1978) показало, что больше 90 % никеля в них находится в растворимой форме, менее 8 % — в нерастворимой. При этом менее 1 % никеля связывается с клеточными органеллами. Ранее Г. В. Поруцким с соавт. (1962) при исследовании фракций мезофилла гороха было установлено, что наибольшее количество микроэлементов, и в том числе никеля, содержат пластиды. В работе M. Timperley с соавт. (1973) было определено, что во фракциях хлоропластов листьев древесных растений *Nothofagus fusca* (Hook. f.) Oerst, *Weinmannia racemosa* Linn. f., *Quintina acutifolia* Kirk и *Pseudowintera colorata* (Raoul) Dandy, произрастающих на богатых никелем почвах, присутствует от 8 до 10 % от общего количества никеля в листе.

До настоящего времени в естественных условиях произрастания строение листа при избытке никеля в почве исследовалось лишь на уровне светового микроскопа (Петрунина, 1965, 1971, 1974). На уровне ультраструктуры токсический эффект никеля на структуру листа рассматривают обычно в условиях эксперимента (Slivinskaya, 1991; L'Huillier et al., 1996).

Задачей данного исследования было сопоставить структурную организацию листьев растений *Dianthus repens*, произрастающих на серпентинитах и на сланцах Полярного Урала, с целью обнаружения особенностей в структуре листьев на субклеточном уровне, обусловленных избытком никеля в почве.

Материал и методика

Растения *Dianthus repens* Willd. собирали на Полярном Урале в контрастных геохимических условиях: на почвах с избытком никеля (гипербазитовый массив у оз. Верхняя Хойла, сложенный перидотитами и дунитами) и на типичных зональных сланцевых почвах (гора Хойла-Мыльк, сложенная сланцами).

Материал для электронно-микроскопической фиксации отбирали в конце июля—начале августа 1996 г. Для сравнительного исследования брали третий сверху полностью сформировавшийся лист у растений в период бутонизации и цветения.

Участки листа из средней трети листовой пластинки фиксировали по стандартной методике 3%-ным раствором глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH 7.2) с последующей постфиксацией 2%-ным раствором осмиевой кислоты. В качестве заливочной среды использовали смесь эпоксидных смол эпона и аралдита («Fluka», Швейцария). Клеточную структуру листьев исследовали под электронным микроскопом Hitachi-600.

Результаты и обсуждение

Листья растений *D. repens*, произрастающих на гипербазитах и сланцах Полярного Урала, по форме, размерам и окраске не различались. Это согласуется с наблюдениями К. И. Игошиной (1966), которая отмечает, что на гипербазитах Полярного Урала явления серпентиноморфоза не имеют четкой выраженности. Согласно данным Н. С. Петруниной (1965, 1974), такие различия наблюдались у листьев растений, произрастающих на Южном Урале.

При сравнительном ультраструктурном анализе обнаружено, что в хлоропластах клеток листовой хлоренхимы растений на гипербазитах всегда присутствует крахмал (табл. I, *а*, *б*), в то время как в хлоропластах клеток хлоренхимы растений на сланцевых почвах крахмал практически отсутствует (табл. I, *в*, *г*). Кроме того, в хлоропластах клеток обкладки пучков (табл. II, *а*), а также в клетках палисадной (табл. I, *а*) и губчатой паренхим листьев растений, произрастающих на гипербазитах, были обнаружены довольно крупные осмиофильные включения прямоугольных и округлых очертаний (табл. I, *б*; II, *б*). При этом в клетках мезофилла их насчитывалось 5—6 на 100 хлоропластов, а в клетках обкладок — 20—25 на 100 хлоропластов.

Известно, что никель в клетках растений более чем на 70 % является водорастворимым и преобладает в виде полярных комплексов в вакуолях и лишь незначительное его количество обнаруживается в связанном виде в клеточных стенках, хлоропластах, митохондриях и микросомах (Brooks et al., 1981).

Р. Б. Сливинская (Slivinskaya, 1991), исследовавшая влияние никеля на проростки *Helianthus annuus* L., показала, что в хлоропластах листьев 14—20-суточных проростков экспериментальных растений (2.5 мг никеля в форме сульфата никеля в продолжении 2—5 дней) накапливается большое количество крахмала.

L. L'Huillier с соавт. (1996), изучавшие влияние никеля на рост и структуру растений *Zea mays* L. (растения выращивались в течение 8 сут на питательных растворах с концентрацией никеля более чем 20, 40 и 60 мМ; локализацию никеля определяли гистохимическими методами), выявили, что в хлоропластах клеток обкладок пучков листьев растений, выращенных на растворах с никелем, во-первых, заметно увеличилось количество крахмала по сравнению с контрольными растениями и, во-вторых, эти хлоропласты окрасились AgS, обнаружив таким образом аккумуляцию в них никеля. Эти данные дают некоторые основания полагать, что наблюдаемое нами значительное увеличение крахмала в хлоропластах хлоренхимы и клетках обкладок пучков у серпентинофитов может быть результатом подавления оттока углеводов и роста растений в условиях повышенной концентрации никеля в почве. Относительно осмиофильных включений в хлоропластах можно высказать лишь предположение, что это никель в связанной форме, скорее всего белково-никелевый комплекс. Основанием для такого предположения могут быть сведения о том, что никель в белковых макромолекулах связывается с функциональными группами аминокислот (Thauer et al., 1980).

Приношу благодарность проф. Е. А. Мирославову за ценные советы и замечания и Н. В. Алексеевой-Поповой за помощь в описании мест произрастания исследованных видов растений и обсуждении полученных результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Национального географического общества США (экспедиционный грант № 5616-96) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-48052).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Игошина К. И. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из) // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 3. С. 322—337.

Петрунина Н. С. Экология растений в районах с естественным обогащением почв тяжелыми металлами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1965. 20 с.

Петрунина Н. С. Морфолого-анатомические особенности растений, произрастающих на почвах, обогащенных тяжелыми металлами // Теоретические основы фитоиндикации. М.; Л., 1971. С. 142—148.

Петрунина Н. С. Геохимическая экология растений в провинциях с избыточным содержанием микроэлементов (никеля, кобальта, меди, молибдена, свинца и цинка) // Проблемы геохимической экологии растений. М., 1974. С. 57—117. (Тр. Биохимич. лаб.; Т. 13).

Поруцкий Г. В., Головченко В. П., Чередниченко С. В. О содержании микроэлементов в различных органах растений // ДАН СССР. 1962. Т. 146. № 58. С. 1223—1226.

Brooks R. R., Shaw S., Marfie A. The chemical form and physiological function of nickel in some Jberian *Alyssum* species // Physiol. Plantar. 1981. Vol. 51. N 2. P. 167—170.

Brown P. H., Welch R. M., Cary E. E. Nickel: a micronutrient essential for higher plants // Plant Physiol. 1987. Vol. 85. N 3. P. 801—803.

Cataldo D. A., Garland T. R., Wildung R. E., Drucker H. Nickel in plant. II. Distribution and chemical form in soybean plants // Plant Physiol. 1978. Vol. 62. N 4. P. 566—570.

L'Huillier L., D'Auzac J., Durand M., Michaud-Ferriere N. Nickel effect on two maize (*Zea mays*) cultivars — growth, structure, Ni concentration, and localization // Canad. J. Bot. 1996. Vol. 74. N 10. P. 1547—1554.

Slivinskaya R. B. Nickel effect on sunflower leaf cell membranes // Acta Bot. Neerl. 1991. Vol. 40. N 2. P. 133—138.

Thauer R. K., Diekert G., Schonheit P. Biological role of nickel // Trend in Biochem. Sci. 1980. Vol. 5. N 11. P. 304—306.

Timperley M. H., Brooks R. R., Peterson P. J. The distribution of nickel, copper, zinc and iron // J. Exp. Bot. 1973. Vol. 24. N 82. P. 889—895.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 I 1999

SUMMARY

A comparative study of leaf structure of *Dianthus repens* grown in the Polar Urals under contrasting geochemical conditions (on the soils with high nickel concentrations and on typical acidic soils) was carried out. Large osmiophilic inclusions were found in mesophyll and bundle sheath cells. These inclusions may be interpreted as protein-nickel complexes.

УДК 582.475.4 Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 8

© Л. В. Орлова

О ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ МИКРОСТРОБИЛОВ И МИКРОСПОРОФИЛЛОВ У СОСЕН (*PINUS, PINACEAE*)

L. V. ORLOVA. ON THE DIAGNOSTIC FEATURES OF THE MICROSTROBILI AND MICROSPOROPHYLLS IN THE GENUS *PINUS* (*PINACEAE*)

Рассмотрены особенности морфологического строения микростробилов и микроспорофиллов у 28 видов рода *Pinus* (размеры, форма, цвет, жилкование, строение надсвязника и т. п.). Сравнительный анализ признаков строения микростробилов и микроспорофиллов (а также кроющих чешуй при их основании) показывает их ценность для разграничения таксонов различного ранга.

Ключевые слова: морфология, диагностические признаки, генеративные органы, микроспорофиллы, микроспорангии, *Pinus, Pinaceae*.

В ходе проводимой нами таксономической ревизии дикорастущих и интродуцированных в России видов рода *Pinus* L. для решения вопросов о систематическом ранге близких критических таксонов возникла необходимость в выявлении новых диагностических признаков. Систематика сосен долгое время основывалась главным образом на строении их зрелых макростробилов — шишек, морфология которых, особенно у видов с широкими ареалами, довольно вариабельна. Вегетативные признаки привлекались для решения систематических вопросов гораздо реже: использовались только такие признаки, как высота особей, форма кроны, количество хвоинок в пучках, размеры и анатомия хвоинок и др. (Duhamel, 1755; Loudon, 1838; Spach, 1842; Shaw, 1914; Patschke, 1913), а морфологические особенности собраний микростробилов и микроспорофиллов приводятся лишь в очень немногих работах (Lambert, 1803, 1828, 1832; Richard, 1826; Шмальгаузен, 1897; Komarov, 1901; Крылов, 1927; Комаров, 1934; Козубов, 1962; Kral, 1993, и др.), при этом основное внимание уделяется окраске микроспорофиллов. У *P. sylvestris*, например, были выделены формы — f. *erythranthera* Sanio и f. *sulthuranthera* Kozoubow, считающиеся наследственными (Beissner, 1909; Carlisle, 1958, и др.).

Мы попытались более глубоко изучить морфологию вегетативных органов (профиллов и чешуевидных листьев у основания брахибластов, верхушечных почек, молодых побегов и их чешуй), а также собраний микростробилов, отдельных микростробилов, кроющих чешуй при их основании и микроспорофиллов с целью выяснения возможности использования этих признаков в систематике.

Исследования проводились на базе гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии (KFTA) и Санкт-Петербургского государственного университета (LEU) с использованием наших собственных сборов. Названия таксонов приводятся по принимаемой нами системе J. van der Burgh (1973) для всего рода, дополненной видовыми рядами Э. М. Кондратюка (1960) и Е. Г. Боброва (1978).

В этой работе мы коснемся только морфологических особенностей микростробилов и микроспорофиллов.

Собрания микростробилов появляются у разных видов сосен в апреле—сентябре (в зависимости от вида). Обычно они довольно мелкие — 1—2 см дл., но бывают и более крупные, особенно у некоторых средиземноморских и мексиканских видов (например, у *P. pinaster* — до 10 см дл. и более). Как оказалось, размеры, форма и некоторые другие особенности собраний микростробилов, самих микростробилов и микроспорофиллов являются неплохими дополнительными диагностическими признаками для многих видов сосен (Орлова, 1998). Форма собраний микростробилов может быть различной: эллипсоидальной, яйцевидной, шаровидной, цилиндрической и др. Каждый микростробил при основании окружен 3—16 кроющими чешуями, количество и морфология которых также имеет немаловажное значение как при разделении рода на подроды и секции, так и при диагностике близких видов.

Чаще всего микростробилы сосен желтого цвета, однако у кедровидных сосен они красные, у видов из ряда *Sinenses*, в том числе и у *P. funebris*, — розовато-светло-коричневые с темно-фиолетовыми крапинками, а у некоторых североамериканских и мексиканских сосен (*P. palustris*, *P. elliottii*, *P. engelmannii*) — голубые или серо-голубые.

Микроспорофиллы в микростробилах располагаются спирально, и каждый из них несет по 2 микроспорангия, которые при созревании раскрываются продольными трещинами. Строение оттянутой верхушки каждого микроспорофилла, которую можно называть надсвязником, дает важные диагностические признаки для различения видов. Имеют значение следующие признаки строения надсвязника: его размеры и форма, форма его края, его угол наклона по отношению к оси микроспорофилла, жилкование, окраска и др. По форме надсвязник может быть эллиптическим, короновидным, почковидным, узко- или широкотреугольным, в различной степени отогнутым, с сильно загнутым книзу или незагнутым краем, по краю цельным, волнистым или как бы выгрызенным. Кроме того, определенное диагностическое значение при различении видов имеет также ряд морфологических особенностей еще одной структуры — связника (части микроспорофилла, расположенной между микроспорангиями), который может быть разной ширины. Жилкование на надсвязнике и связнике может быть как малозаметным, мелкосетчатым или веерным, так и отчетливым, крупносетчатым.

Кроме того, заслуживают внимания размеры, форма, окраска, жилкование и некоторые другие признаки самих микроспорофиллов. По форме микроспорофиллы могут быть округлыми, эллиптическими, узко- и широко-обратносердцевидными, выпуклыми или плоскими.

Исследование особенностей строения микроспорофиллов и кроющих чешуй при основании собраний микростробилов и самих микростробилов (для краткости в дальнейшем мы будем называть их кроющими чешуями или просто чешуями) у основных систематических подразделений сосен — подродов *Strobus* и *Pinus* — позволило установить, что в подроде *Strobus* эти чешуи в основном эллиптические, по краям без бахромок, лишь самые нижние (наружные) более мелкие чешуи широкотреугольные с единичными пленчатыми треугольными бахромками по краям; надсвязник микроспорофиллов рассеченный на острые доли или цельный, почти шиловидный. В подроде *Pinus* кроющие чешуи в основном ланцетные или треугольные, по краям с бахромками или без них; надсвязник микроспорофиллов, как правило, с цельным или слегка зубчатым краем. У видов из подсекции *Halepenses* каждый микростробил окружен при основании чешуями 2 типов: внутренними (верхними) эллиптическими, цельными по краям, и наружными (более нижними) ланцетными с густобахромчатыми краями.

При диагностике отдельных видов важное значение имеют форма и размеры микростробилов и их кроющих чешуй, а также морфология самих микроспорофиллов. Так, в подсекции *Cembra* у двух близких видов из ряда *Sibiricae* (*P. cembra* и *P. sibirica*) имеются следующие различия: у первого вида микростробилы 9—10 мм дл., 6—7 мм шир., яйцевидные, микроспорофиллы 1.8—2.0 мм дл., 0.9—1.0 мм шир., узко-обратносердцевидные, темно-коричневые, с надсвязником 0.5—0.6 мм выс., 0.1—0.2 мм шир., ланцетным, глубоко рассеченным на 3 острые доли (одну длинную центральную и 2 короткие боковые) (рис. 1, *2*); у второго вида микростробилы 7—8 мм дл., 4—5 мм шир., конические, микроспорофиллы 1.2—1.5 мм дл., 0.9—10 мм шир., обратносердцевидные, светло-коричневые, с надсвязником 0.5—0.6 мм выс., 0.5—0.6 мм шир., короновидным, не очень глубоко рассеченным на 6—7 острых долей (рис. 1, *1*). Другой близкий вид *P. koraiensis* (ряд *Koraienses*) имеет примерно такие же размеры микростробилов (7—9 мм дл., 4—5 мм шир.), однако по форме они эллипсоидальные, а микроспорофиллы у этого вида более мелкие (1.0—1.2 мм дл., 0.7—1.0 мм шир.) и иной формы (от широко-яйцевидных до почти округлых) с очень крупным (0.8—1.0 мм выс., 1.5 мм шир.) над-

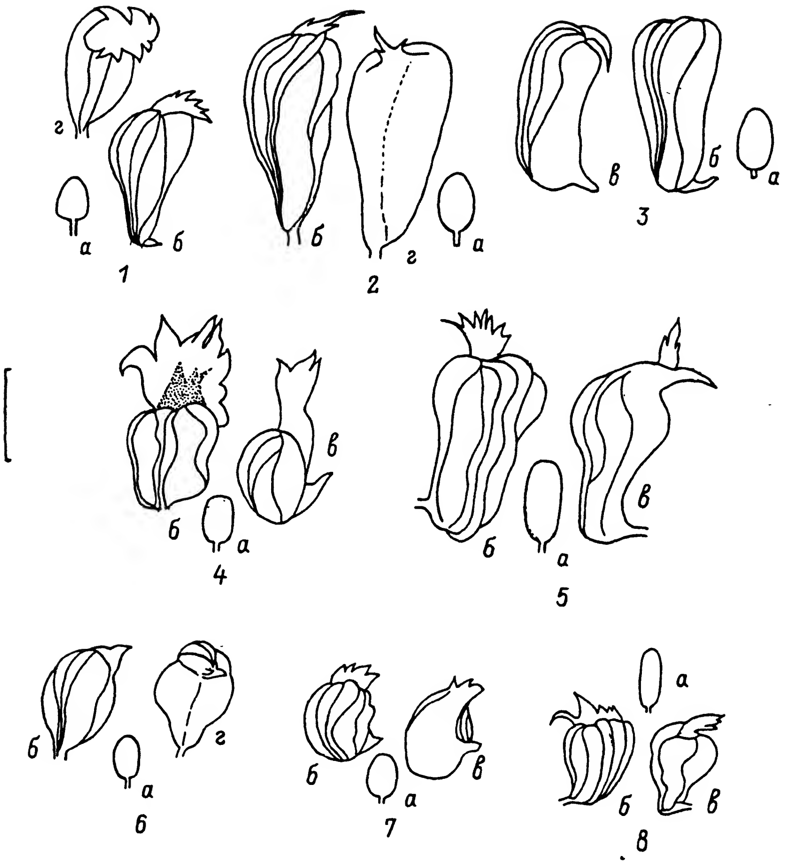

Рис. 1. Морфология микростробилов (*а*) и микроспорофиллов (*б* — вид спереди, *в* — вид сбоку, *г* — вид сзади) некоторых видов подрода *Strobus* рода *Pinus*.

1 — *P. sibirica*, *2* — *P. cembra*, *3* — *P. strobus*, *4* — *P. koraiensis*, *5* — *P. armandii*, *6* — *P. pumila*, *7* — *P. parviflora*, *8* — *P. bungeana*. Масштабная линейка — 1 мм.

связником, близ основания более темно-коричневым, а по краю рассеченным на 6—7 острых долей (рис. 1, *4*). Из всех исследованных видов секции *Strobus* у *P. pumila* и *P. parviflora* отмечены наиболее мелкие кроющие чешуи (3—4 мм дл. и 2.5 мм шир.) и микроспорофиллы (1.0—1.2 мм дл. и 0.7—1.0 мм шир.). При этом у *P. pumila* микростробилы эллипсоидальные, надсвязник микроспорофиллов очень короткий и узкий (0.1—0.2 мм выс., 0.2 мм шир.), клювовидный, по краю цельный (рис. 1, *6*), а у *P. parviflora* микростробилы яйцевидные, надсвязник микроспорофиллов 0.2—0.3 мм выс., 0.4 мм шир., короновидный, по краю рассеченный на несколько острых долей (рис. 1, *7*).

У представителей подсекции *Strobus* сохраняются общие закономерности строения микростробилов, микроспорофиллов и кроющих чешуй, однако у каждого вида имеются свои особенности. Так, микроспорофиллы *P. armandii* и *P. strobus* довольно крупные (до 2 мм дл., 0.8—0.9 мм шир.), узко-обратносердцевидные, но у первого вида микростробилы очень крупные (13—14 мм дл., 4—5 мм шир.), эллиптические, надсвязник микроспорофиллов 0.3—0.4 мм выс., 0.2—0.3 мм шир., расположенный почти вертикально или под небольшим углом, узкокороновидный, по краю с несколькими узкими острыми долями (рис. 1, *5*). У второго вида микростробилы поменьше (10—12 мм дл., около 5 мм шир.), яйцевидные, а надсвязник микроспорофиллов 0.2—0.4 мм выс., 0.1 мм шир., сильно отогнутый книзу, почти шиловидный, по краю цельный (рис. 1, *3*).

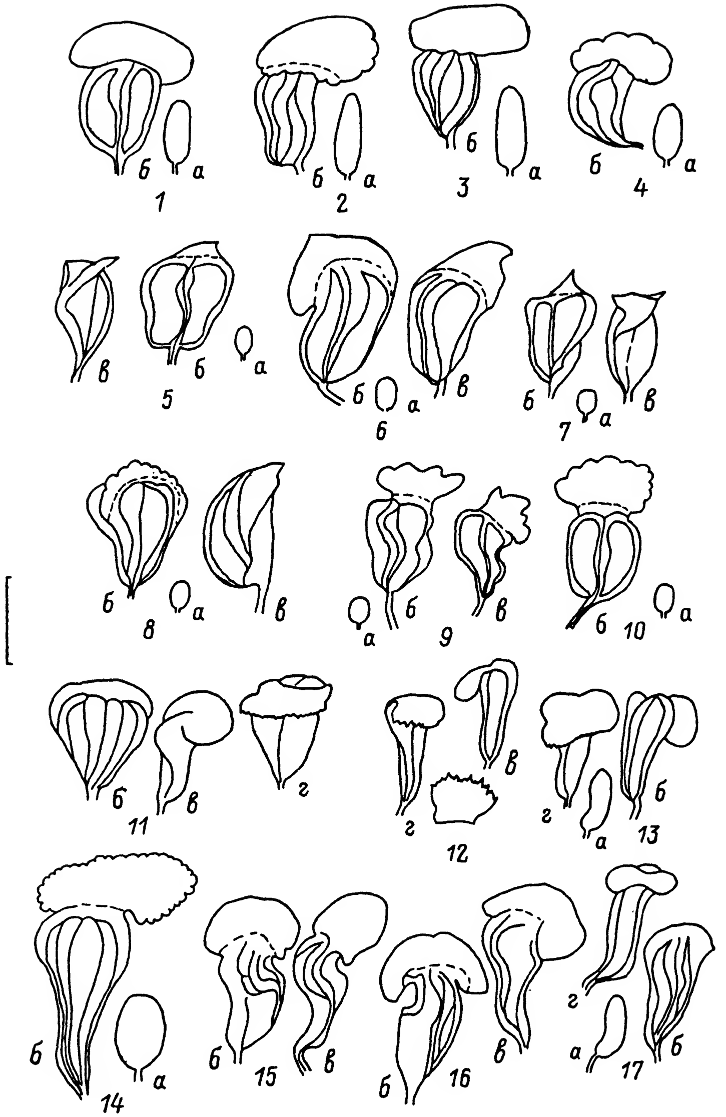

Рис. 2. Морфология микростробилов (*а*) и микроспорофиллов (*б* — вид спереди, *в* — вид сбоку, *г* — вид сзади) некоторых видов подрода *Pinus* рода *Pinus*.

1 — *P. pityusa*, *2* — *P. brutia*, *3* — *P. eldarica*, *4* — *P. halepensis* , *5* — *P. sylvestris*, *6* — *P. friesiana*, *7* — *P. cretacea*, *8* — *P. kochiana*, *9* — *P. sosnowskyi*, *10* — *P. armena*, *11* — *P. funebris*, *12* — *P. massoniana*, *13* — *P. tabuliformis*, *14* — *P. palustris*, *15* — *P. pallasiana*, *16* — *P. nigra*, *17* — *P. radiata*. Масштабная линейка — 1 мм.

P. bungeana, принадлежащий к подсекции *Gerardianae*, имеет микростробилы 10—12 мм дл., 3—4 мм шир., эллипсоидальные, кроющие чешуи также крупные (7 мм дл., 4 мм шир.), треугольные, цельнокрайные, двуцветные (в нижней половине — темно-коричневые, в верхней — светло-коричневые), микроспорофиллы довольно мелкие (0.8—0.9 мм дл., 0.7—0.8 мм шир.), широко-обратносердцевидные, с горизонтальным надсвязником, глубоко рассеченным на 3—4 острые доли (рис. 1, *8*).

В подроде *Pinus* помимо уже указанных для предыдущего подрода признаков большое значение при диагностике видов приобретает жилкование надсвязника, связника и стенок микроспорангиев. Кроющие чешуи микростробилов подсекции *Pinus* небольшие (4—7 мм дл., 3—4 мм шир.), широколанцетные, коричневые или темно-коричневые, с редкими светлыми бахромками по краям. У видов ряда *Pinus* микроспорофиллы довольно мелкие (около 1 мм дл. и 1 мм шир.), желтые, с цельным по краю надсвязником. В частности, у *P. sylvestris* они округлые или округло-яйцевидные, плоские, с узким связником и небольшим (0.2—0.3 мм выс.) слабо отогнутым надсвязником, широкотреугольным или в виде каймы, с малозаметным мелкосетчатым жилкованием (рис. 2, *5*), в то время как у *P. friesiana* микроспорофиллы широко-обратносердцевидные, выпуклые, с широким связником и довольно крупным (0.6—0.8 мм выс., 1.1—1.2 мм шир.), отогнутым назад, широкоэллиптическим надсвязником, с крупносетчатым жилкованием (рис. 2, *6*). Виды из ряда *Hamatae* характеризуются обратносердцевидными или почти эллиптическими, более узкими (до 0.8 мм шир.), немного выпуклыми, коричневыми или темно-коричневыми микроспорофиллами с довольно широким связником и малозаметным мелкосетчатым жилкованием. У *P. sosnowskyi* и *P. kochiana* микроспорофиллы 1.0—1.2 мм дл., 0.7—0.8 мм шир., с длинной (0.4—0.6 мм дл.) ножкой и надсвязником 0.5—0.6 мм выс., 0.8—0.9 мм шир., но у первого вида микроспорофиллы широко-обратносердцевидные с округло-почковидным, по краю слегка дольчато-зубчатым надсвязником (рис. 2, *9*), а у второго — узко-обратносердцевидные с почти треугольным, слегка волнистым по краю надсвязником (рис. 2, *8*). Заметно выделяются в этой группе эллиптические микроспорофиллы *P. armena,* надсвязник которых широкоэллиптический, по краю городчатый (рис. 2, *10*).

У представителей ряда *Sinenses* микроспорофиллы до 1.2 мм дл. с характерной трапециевидной формой надсвязника, по краю мелко- или крупновыгрызенного, кроющие чешуи 5—6 мм дл., 3—4 мм шир., ланцетные, по краю без бахромок, иногда (у *P. funebris*) с узкими белыми краями, однако для каждого из видов характерны свои морфологические особенности. В частности, у *P. funebris* и *P. densiflora* микростробилы 3—6 мм дл. и 3—4 мм шир., яйцевидные, но у первого вида микроспорофиллы обратнояйцевидные, 1.2—1.4 мм дл. и 0.8—1.0 мм шир. с сильно отогнутым назад надсвязником до 1.2 мм выс. и 1.0—1.1 мм шир., очень широким связником, крупным, хорошо заметным сетчатым жилкованием на надсвязнике, связнике и стенках микроспорангиев (рис. 2, *11*); у второго вида микроспорофиллы более мелкие (около 1 мм дл. и 1 мм шир.), эллиптические или почти округлые с менее крупным темно-коричневым, в верхней трети более светлым надсвязником, 0.3—0.4 мм выс., 0.6 мм шир.; жилкование надсвязника, связника и стенок микроспорангиев мелкоячеистое. Микростробилы *P. tabuliformis* и *P. massoniana* более крупные (1.0—1.2 мм дл., 4 мм шир.), эллиптические, микроспорофиллы 1.0—1.2 мм дл., 0.5 мм шир., узко-обратносердцевидные с сильно отогнутым назад надсвязником, однако у первого вида надсвязник более крупный — 0.6—0.8 мм выс., 1.1—1.2 мм шир. (рис. 2, *13*), а у второго — 0.5—0.6 мм выс. и 0.7—1.0 мм шир. (рис. 2, *12*).

У представителей рядов *Nigrae* и *Halepenses* микроспорофиллы несколько более крупные (до 2 мм дл., 0.7—0.8 мм шир.), узко-обратносердцевидные. Надсвязник микроспорофиллов видов ряда *Nigrae* 1.0—1.2 мм выс., эллиптический, по краю более или менее цельный, с малозаметным веерным жилкованием, причем у *P. pallasiana* микроспорофиллы светло-коричневые, с надсвязником 1.0—1.2 мм шир. (рис. 2, *15*), а у *P. nigra* — темно-коричневые, с более широким надсвязником — 1.6—1.8 мм шир. (рис. 2, *16*). В подсекции *Halepenses* у *P. halepensis* микростробилы 8—9 мм дл., 4 мм шир., почти яйцевидные (рис. 2, *4*), а у остальных видов (*P. brutia, P. pityusa, P. eldarica*) — более длинные — 12—20 мм дл., 4 мм шир. (рис. 2, *1—3*).

Для сравнения нами были проанализированы также микростробилы 2 американских видов (*P. radiata* и *P. palustris*) из подрода *Pinus.* У *P. radiata,* принадлежащего к подсекции *Attenuatae,* микростробилы 8—10 мм дл., 4—5 мм шир., эллипсоидальные, кроющие чешуи достаточно мелкие (3—4 мм дл., 1.5—2.0 мм шир.), широколанцетные, светло-коричневые, по краям с редкими короткими бахромками или без них. Микроспорофиллы у этого вида 1.2—1.5 мм дл., 0.7 мм шир., узко-обратносердцевидные, светло-желтые, с небольшим (0.3—0.4 мм выс., 1.1—1.2 мм шир.) почковидным надсвязником, жилкование на всех частях микроспорофилла незаметное (как, впрочем, и у следующего вида) (рис. 2, *17*). *P. palustris* (подсекция *Australes*) имеет более крупные (12—15 мм дл., 8—10 мм шир.), широкояйцевидные микростробилы, кроющие чешуи очень длинные (18—20 мм дл., 8—9 мм шир.), треугольные, на верхушке суженные в длинное острие, рыжевато-коричневые с широкими пленчатыми густобахромчатыми краями. Микроспорофиллы также очень крупные (2.0—2.5 мм дл., 0.7—0.8 мм шир.), узко-обратносердцевидные, янтарно-желтые с большим (1.0—1.5 мм выс., 1.0—1.3 мм шир.), почти округлым надсвязником и очень широким связником (рис. 2, *14*).

Кроме того, еще одним хорошим диагностическим признаком являются разные сроки созревания микростробилов. Так, по нашим наблюдениям в Сочи, микростробилы видов из подсекции *Halepenses* созревают сравнительно рано: в конце апреля—начале мая. Причем, у выделенной нами разновидности *P. pityusa* Stev. var. *compacta* L. Orlova с куполовидной кроной пыльники к 20 апреля были еще несозревшими и запылили лишь в начале мая, тогда как у типовой формы *P. pityusa* с конусовидной кроной к этому сроку пыльники были уже вполне созревшими и на мысе Пицунда даже обильно пылили. Кроме того, у var. *compacta* зрелые микростробилы зеленовато-желтые (у типовой разновидности они желтые) и более крупные. У видов из ряда *Sinenses* микростробилы созревают в начале мая, а у представителей ряда *Pinus* — примерно на месяц позднее. Так, у *P. sylvestris* в первых числах мая в Сочи они были еще совсем незрелыми, а в Санкт-Петербурге их созревание происходит обычно в начале июня. Согласно литературным данным (Rikli, 1909; Поле, 1913), одной из отличительных особенностей *P. sibirica* является более раннее созревание микростробилов (в конце июня—начале июля) по сравнению с близким ему *P. cembra* (в середине июля—начале августа).

Таким образом, рассмотренные выше особенности строения микростробилов, микроспорофиллов и кроющих чешуй являются, на наш взгляд, ценными дополнительными признаками для разграничения таксонов различного ранга, в том числе и близких видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.

Козубов Г. М. О краснопыльниковой форме сосны обыкновенной // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 2. С. 276—280.

Комаров В. Л. Род *Pinus* L. // Флора СССР. М., 1934. Т. 1. С. 159—173.

Кондратюк Э. М. Дикорастучі хвойні України. Київ, 1960. 119 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1927. Вып. 1. 138 с.

Орлова Л. В. О диагностических признаках в родах *Larix* и *Pinus* (*Pinaceae*) // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тез. докл. представленных II (X) съезду Русского бот. о-ва (Санкт-Петербург, 26—29 мая 1998 г.), 1998. С. 160—161.

Поле Р. К биологии сибирского кедра. СПб., 1913. 22 с.

Шмальгаузен И. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1897. Т. 2. 752 с.

Beissner L. Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin, 1909. 742 p.

Carlisle A. A guide to the named variants of scots pine (*Pinus silvestris* L.) // Forestry. 1958. Vol. 31. N 2. P. 203—224.

Duhamel du Monceau H. L. Traite des Arbres et Arbustes qui se cultivent en France en pleine terre. Paris, 1755. T. 2. P. 121—169.

Komarov V. L. Flora Manshuriae // Acta Horti Petrop. 1901. Vol. 1. P. 175—190.

Kral R. Pinus L. // Flora of North America. New York; Oxford; 1993. Vol. 2. P. 372—398.

Lambert A. B. A description of the genus *Pinus*. London, 1803.

Lambert A. B. A description of the genus *Pinus*. London, 1828. Vol. 1.

Lambert A. B. A description of the genus *Pinus*. London, 1832. 183 p.

Loudon J. C. *Pinus* L. // Arboretum and Fruticetum Britannicum. London, 1838. Vol. 4. P. 2152—2292.

Patschke W. Über die extratropischen ostasiatischen Coniferen und ihre Bedeutung für die pflanzengeographische Gliederung Ostasiens. Leipzig // Bot. Jahrb. Syst., 1913. Bd 48. S. 626—776.
Richard L. C. Commentatio Botanica de Conifereis et Cycadeis. Stutgardiae, 1826. 207 p.
Rikli M. Die Arve in der Schweiz // Neue Denkschr. d. Schwezer. naturforsch. Ges., 1909. Bd 44.
Shaw G. R. The genus *Pinus* // Publ. Arnold Arbor. 1914. N 5. 96 p.
Spach E. Histoire naturelle des vegeteaux. Paris, 1842. Vol. 11. Phanerogames. 444 p.
Van der Burgh J. Hölzer der niederrheinischen Braunkohlenformation, 2. Hölzer der Braunkohlengruben «Maria Theresia» zu Herzogenrath, «Zukunft West» zu Eschweiler und «Victor» (Zulpich Mitte) zu Zulpich. Nebst einer systematisch-anatomischen Bearbeitung der Gattung *Pinus* L. // Rev. Palaeobot. Palynol. 1973. Vol. 15. P. 73—275.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 24 I 2000

SUMMARY

The features of microstrobili and microsporophylls in the genus *Pinus* which may be used for systematic purposes are described.

УДК 582.572. 224 : 581.192

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 8

© А. Д. Михеев, Н. И. Смирнова

О ДОПОЛНИТЕЛЬНОМ (БИОХИМИЧЕСКОМ) ПРИЗНАКЕ В ХАРАКТЕРИСТИКЕ ВИДА *EREMURUS ZANGEZURICUS* (*ASPHODELACEAE*)

A. D. MIKHEEV, N. I. SMIRNOVA. ON THE COMPLEMENTARY (BIOCHEMICAL) FEATURE CHARACTERISTIC OF THE SPECIES *EREMURUS ZANGEZURICUS* (*ASPHODELACEAE*)

Приведены данные биохимического анализа корней *Eremurus zangezuricus* на глюкоманнановый показатель в качестве еще одного отличительного признака вида.

Ключевые слова: *Eremurus*, глюкоманнаны.

Ранее одним из нас (Михеев, 1996) сообщалось описание нового вида *Eremurus zangezuricus* Mikheev, который сравнивался с *E. spectabilis* Bieb. При наличии целого ряда отличительных морфологических признаков нам представилось целесообразным привлечь также биохимические данные в сравнительной характеристике нового вида.

Интерес к выполнению такого рода работы обусловлен и тем, что в прежние годы в Институте биохимии им. А. Н. Баха РАН были предприняты широкие биохимические исследования всех доступных видов рода эремурус. Впервые было показано, что у видов секций *Eremurus* и *Ammolirion* (Kar. et Kir.) Boiss. содержатся в корнях водорастворимые полисахариды — глюкоманнаны, локализованные в вакуолях, а у видов секции *Henningia* Boiss. извлекаются в этих же условиях иные полисахариды — галактоарабаны (Афанасьева и др., 1965).

Глюкоманнанам эремурусов посвящено значительное количество публикаций (сводка данных: Щербухин и др., 1984). Эти полисахариды, как показывает само название, состоят из 2 мономеров — глюкозы и маннозы, соотношение которых (Глю : Ман) у эремурусов варьирует от вида к виду от 1 : 1.5 до 1 : 4.0 (Щербухин и др., 1984). Более того, оно практически не изменяется для каждого конкретного вида. Это было показано на материале, собранном в разных местах и в разные годы в фазах максимального накопления глюкоманнанов в корнях (цветение, плодоношение) (Афанасьева и др., 1965; Анулов и др., 1995). Несомненно, что полученные данные имеют важное прогностическое значение в ресурсоведении, а глюкоманнановый показатель может рассматриваться в качестве дополнительного признака в таксономии эремурусов.

Задачей настоящей работы явилось выделение запасных полисахаридов из корней *E. zangezuricus* и *E. spectabilis,* количественное определение их моносахаридного состава с целью сравнения, а также характеристика глюкоманнана нового вида.

Материал и методика

Для анализа взяли корни растений вегетации 1997 г., выращенных в условиях Пятигорской эколого-ботанической станции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН из корневищ, собранных в местах естественного произрастания видов: *E. zangezuricus* — Армения, Зангезур, южнее города Гориса; *E. spectabilis* — Центральный Кавказ, гора Бештау (близ Пятигорска).

Инактивации ферментов в растительном материале достигали кипячением в 80%-ном этиловом спирте в течение 1 ч. Одновременно экстрагировались низкомолекулярные вещества (моно- и дисахариды, аминокислоты, пигменты), количество которых учитывали при расчете выхода полисахаридов. Затем из водного экстракта измельченных корней спиртовым осаждением получали исходные препараты полисахаридов так, как описано ранее (Афанасьева и др., 1965). Кислотный гидролиз полисахарида, качественное и количественное определение моносахаридного состава полисахаридов методом газожидкостной хроматографии (ГЖХ), а также определение ацетильных групп, относительной вязкости и расчет молекулярной массы проводили по методикам, изложенным в работе О. В. Анулова с соавт. (1995).

Результаты и обсуждение

Спиртовым осаждением из водного экстракта измельченных корней *E. spectabilis* и *E. zangezuricus* были получены полисахариды с практически одинаковым выходом: соответственно 36 и 35.6 % на сухую массу (см. таблицу). После гидролиза полисахаридов идентифицировали их углеводные мономеры. В обоих случаях ими оказались два моносахарида: D-глюкоза и D-манноза, свидетельствующие о том, что полисахариды являются глюкоманнанами. Существенно то, что последние отличались количественным их соотношением. Так, полисахарид *E. zangezuricus* содержал 21.2 % глюкозы и 76.2 % маннозы (1 : 3.6), тогда как *E. spectabilis* — 26.3 % глюкозы и 71.2 % маннозы (1 : 2.7) (см. таблицу). У глюкоманнана из *E. spectabilis* оно близко к значениям, ранее опубликованным для этого вида (1 : 2.8) (Степаненко, Довлетмурадов, 1966). Как сказано, у *E. zangezuricus* количество маннозы в 3.6 раза превышает количество глюкозы. До сих пор были известны только 2 вида, глюкоманнаны которых характеризовались количеством маннозы более чем в 3 раза превышающим количество глюкозы (3.2—4.0), а именно у среднеазиатских *E. comosus* O. Fedtsch. (секция *Eremurus*) и *E. sogdianus* (Regel) Franch (секция *Ammolirion*).

Состав и соотношение мономеров водорастворимых полисахаридов в корнях *Eremurus zangezuricus* и *E. spectabilis*

Вид	Тип полисахарида, содержание, %	Состав гидролизата полисахарида	Соотношение мономеров
E. zangezuricus	Глюкоманнан, 35.6	D-глюкоза, D-манноза	1 : 3.6
E. spectabilis	Глюкоманнан, 36.0	То же	1 : 2.7

Помимо моносахаридов в состав молекулы глюкоманнанов входят ацетильные группы (уксусная кислота в виде сложноэфирных групп). Количество их обычно невелико, однако они играют важную физиологическую роль, придавая глюкоманнанам свойство растворимости. Нами были определены для глюкоманнана *E. zangezuricus* содержание ацетильных групп, а также относительная вязкость, на основании которой рассчитана молекулярная масса. Полученные величины не выходят за пределы значений, найденных для глюкоманнанов рода *Eremurus* (Щербухин и др., 1984).

Выводы

Из корней недавно описанного для науки нового вида *Eremurus zangezuricus* выделен водорастворимый глюкоманнан (35.6 % на сухую массу), имеющий молекулярную массу 245 000 дальтон и состоящий из D-глюкозы (21.2 %), D-маннозы (76.2 %) и ацетильных групп (2.6 %).

Основываясь на опубликованных ранее результатах обширных химических исследований глюкоманнансодержащих видов рода *Eremurus,* показавших стабильность соотношения мономеров Глю : Ман для каждого вида (глюкоманнановый показатель), следует считать выявленное для нового вида *E. zangezuricus* соотношение Глю : Ман = 1 : 3.6 характерным для него и отличающим от параллельно изучавшегося близкого вида *E. spectabilis* соотношением с Глю : Ман = 1 : 2.7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анулов О. В., Барышникова Г. В., Шиманова Н. И. и др. Глюкоманнаны корней интродуцированного на Урале *Eremurus fuscus* // Прикл. биохимия и микробиология. 1995. Т. 31. № 1. С. 87—91.

Афанасьева Е. М., Щербухина Н. К., Щербухин В. Д., Степаненко Б. Н. Полисахариды корней эремурусов в разные фазы вегетации // Прикл. биохимия и микробиология. 1965. Т. 1. № 2. С. 198—206.

Михеев А. Д. Новый вид рода *Eremurus* (*Asphodelaceae*) с Кавказа // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 79—81.

Степаненко Б. Н., Довлетмурадов К. О резервном полисахариде клубнекорней *Eremurus spectabilis* Bieb. // Раст. ресурсы. 1966. Т. 2. № 2. С. 207—212.

Щербухин В. Д., Афанасьева Е. М., Кузнецов А. А. Водорастворимые глюкоманнаны корней видов *Eremurus* Bieb. // Раст. ресурсы. 1984. Т. 20. № 3. С. 416—430.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт биохимии им. А. Н. Баха РАН
Москва

Получено 11 II 1999

SUMMARY

A water soluble polysaccharide glucomannan was isolated from roots of *Eremurus zangezuricus* Mikheev (sect. *Eremurus*). The ratio of glucomannan constituents, D-glucose : D-mannose was 1 : 3.6 thus differentiating from glucomannan (1 : 2.7) of closely related *Eremurus spectabilis* Bieb. As far as it is known fgom the published data, the ratio of monomers in glucomannan-containing species of *Eremurus* is approximately constant for a particular species. So it is one of the important distinctive features of *Eremurus zangezuricus*. The characteristics of glucomannan from its roots are presented.

УДК 582.29 : 581.526.54 (285.2) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 8

© А. В. Сонина, М. А. Фадеева, Е. Ф. Марковская

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРИБРЕЖНЫХ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВЫХ СООБЩЕСТВ ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

A. V. SONINA, M. A. FADEEVA, E. F. MARKOVSKAYA. PATTERN OF FORMATION OF EPILITHIC LICHEN ASSOCIATIONS OF THE EAST SHORE OF THE ONEGA LAKE

Исследованы лишайниковые сообщества на прибрежных гранитных скалах восточного побережья Онежского озера. Установлено, что ведущим фактором в формировании эпилитных лишайниковых сообществ прибрежных скал крупных водоемов является влажность скального субстрата.

Ключевые слова: эпилитные лишайники, влажность, скальный субстрат, микрорельеф, Онежское озеро.

Закономерности формирования и функционирования растительных сообществ в различных экологических условиях являются одной из актуальных и недостаточно изученных проблем в современной ботанике. Большой интерес представляют процессы освоения каменистого субстрата в специфических условиях среды, таких как прибрежные скалы крупных водоемов.

В ряде работ показано, что процесс освоения каменистого субстрата биотой, и в частности лихенологической компонентой, связан с особенностями механических свойств субстрата, физическим и химическим его состоянием (Barkman, 1958; Магомедова, 1979; Антонова, Шимановская, 1990), с особенностями почвообразования на скальных выходах (Полынов, 1945; Ярилова, 1947; Торчаковский, 1975) и с напряженностью факторов среды (Голубкова, 1977; Pentecost, 1977; Магомедова, 1979; Мартин, 1981, 1984; John, Dale, 1991; Ott et al., 1996).

Известно, что свежая невыветрелая порода быстрее заселяется лишайниками, поскольку кора выветривания имеет иные химические свойства, ограничивающие освоение лишайниками субстрата (Ярилова, 1947). Если на начальных этапах выветривания определяющее значение в формировании лишайникового покрова имеют характеристики субстрата, то по мере выветривания породы большее значение приобретают влажность, освещенность и биотические факторы среды (Магомедова, 1979). Специального рассмотрения с точки зрения динамики этих процессов заслуживают выходы скал по берегам крупных водоемов.

Цель данного исследования — изучение закономерностей сложения эпилитных лишайниковых сообществ в зависимости от факторов среды на прибрежных скалах Онежского озера.

Материал и методика

Исследования проводили на береговых скалах мыса Кочковнаволок на восточном побережье Онежского озера.

Район исследования принадлежит к Водлозерскому флористическому району среднетаежной подзоны Карелии (Раменская, 1983). Для этой территории характерны выходы коренных пород в прибрежной зоне Онежского озера. Скальное образование исследованного участка относится к Онежскому комплексу крупнозернистых гранитов. Их характерная особенность — средне- и крупнозернистое сложение, иногда рапакивиподобный облик, розовая окраска, автохтонные и параавтохтонные черты развития и пестрота геологического строения слагаемых ими участков вследствие наличия в гранитах реликтовых включений более древних пород, гранитизированных в различной степени (Костин, 1989).

Исследуемый участок представляет собой скальный выход шириной 12—13 м и длиной около 20 м, обращенный к озеру юго-западной стороной. С северо-востока наступает почвенно-растительный комплекс, формирующийся на горизонтальной поверхности скалы. С северной стороны поднимается скальный уступ. Южная часть скального выхода обращена к песчаному пляжу.

Скала имеет неоднородную поверхность. Выраженность микрорельефа меняется с запада на восток от сглаженной (у воды) до крупно- и среднеямчатой (у границы почвенного покрова). Центральную часть скалы пересекают множество трещин. В южной части проходит крупная трещина. В северной части имеется сеть мелких трещин (зона трещиноватости). На скале выделяются 3 зоны, визуально различающиеся по характеру лишайникового покрова (видовой состав и обилие) и структуре субстрата.

Структуру покрова изучали методом трансект. Пробные площади 10 × 20 см (общим числом 136) закладывали через каждые 50 см вдоль 4 трансект, проложенных с запада на восток по градиенту фактора увлажненности скального субстрата. На пробных площадях отмечали видовой состав, общее проективное покрытие (в процентах), проективное покрытие каждого вида («обилие») (в процентах), степень увлажнения поверхности скалы («влажность») (в баллах), степень выраженности микрорельефа скальной породы («субстрат») (в баллах), расстояние, на котором находится пробная площадь от уреза воды («удаленность от берега») (в метрах). Увлажненность субстрата оценивали в баллах (1 — низкая, 2 — средняя, 3 — высокая), каждой градации соответствовало среднее значение увлажнения поверхности скального субстрата, измеренное путем взвешивания сосудов с ватой (Ott et al., 1996). При оценке степени выраженности микрорельефа каменистой поверхности отмечали следующие особенности: трещиноватость, однородность породы, а также сглаженность, мелко- и крупноямчатость поверхности.

Результаты и обсуждение

Всего в сложении изученных лишайниковых сообществ принимают участие 20 видов (табл. 1).

Для оценки влияния различных факторов среды на формирование лишайниковых сообществ был использован метод факторного анализа. Обработка данных показала, что все изученные факторы объединились в 2 ведущих. Причем на каждой из 4 трансект 1-й ведущий фактор имеет наибольшую нагрузку (47—63 %). В него по значениям нагрузок вошли такие переменные, как «удаленность от берега» и «влажность» (табл. 2). 2-й фактор различен на разных трансектах, им выступает либо «субстрат», либо «обилие». И он имеет нагрузку 24—26 %. Такое распределение свидетельствует о том, что в освоении данного субстрата (прибрежные скалы, сформированные в мезозойскую эру (Костин, 1989)) в районе крупного водоема ведущими факторами являются абиогенные, и в частности увлажнение.

Рассмотрим более подробно данные по отдельным трансектам.

Трансекта 1 (длина 10 м) проложена в центральной части скалы. На ней зарегистрировано 12 видов лишайников (рис. 1). Трансекту пересекают трещины, заполненные наносной почвой. К трещине приурочены мхи и *Cladonia* sp. sp. (рис. 1). Микрорельеф вдоль трансекты изменяется от сглаженного (у воды) до крупно- и мелкоямчатого (у почвенного покрова).

В 1-й ведущий фактор («влажность—субстрат») вошли с наибольшими нагрузками переменные: «удаленность от берега», «влажность» и «субстрат». Нагрузка на 1-й фактор составляет 63.2 % (табл. 2). 2-м фактором с нагрузкой 24.4 % выступает «обилие» (нагрузка на переменную «обилие» 0.98) (табл. 2). В пространстве 2 обобщенных факторов (рис. 1) виды лишайников распределились на 3 группы с различным отношением к увлажнению субстрата и степени выраженности микрорельефа. Так, в области отрицательных значений 1-го фактора (сухие местообитания с крупноямчатым субстратом) встречаются виды *Melanelia sorediata, Umbilicaria deusta, Lecanora polytropa, Rhizocarpon geographicum, R. badioatrum.* В области с умерен-

ТАБЛИЦА 1

Лишайники изученного скального выхода

Вид	Код вида	Зона		
		1	2	3
Bellemerea cinereorufescens (Ach.) Clauzade ex Roux	*4*	+	+	+
Aspicilia aquatica Körb.	*3*	+	+	−
A. caesiocinerea (Nyl. ex Malbr) Arnold	*11*	+	+	+
Candelariella vitellina (Hoffm.) Mull. Arg.	*6*	+	−	−
Cetraria odontella (Ach.) Ach.	*25*	−	−	+
Cladonia sp. sp.	*19*	−	−	+
Diploschistes muscorum (Scop.) R. Sant.	*15*	−	−	+
Ephebe hispidula (Ach.) Horw.	*2*	+	+	−
Lecanora polytropa (Ehrh. ex Hoffm.) Rabenh.	*9*	−	+	+
Lepraria sp.	*8*	−	+	+
Lobothallia melanaspis (Ach.) Hafellner	*21*	+	−	−
Melanelia stygia (L.) Essl.	*22*	−	−	+
M. sorediata (Ach.) Goward et Ahti	*16*	−	−	+
Phaeophyscia sciastra (Ach.) Moberg	*1*	+	−	−
Rhizocarpon badioatrum (Flörke ex Spreng.) Th. Fr.	*5*	+	+	+
R. geographicum (L.) DC.	*14*	−	+	+
Rinodina milvina (Wahlenb.) Th. Fr.	*12*	+	+	+
Staurothele areolata (Ach.) Lettau	*17*	+	+	+
Umbilicaria deusta (L.) Baumg.	*13*	−	−	+
Мхи	*30*	+	+	+
Высшие сосудистые растения	*40*	−	+	+

Примечание. Номенклатура видов дана по: Фадеева и др., 1997. Код вида использован на рис. 1—4.

ной влажностью и среднеямчатым субстратом число видов и их плотность уменьшаются: *Phaeophyscia sciastra, Lepraria* sp., *Lecanora polytropa.* В области высокой влажности и сглаженного субстрата (положительные значения 1-го фактора) преобладают виды *Ephebe hispidula* и *Phaeophyscia sciastra* с включениями *Aspicilia aquatica, Rhizocarpon badioatrum, Bellemerea cinereorufescens, Candelariella vitellina.*

Значения обилия сходны у лишайников, встречающихся вдоль этой трансекты, за исключением *Ephebe hispidula,* который имеет большой диапазон варьирования по показателю обилия в условиях высокой влажности.

Трансекта 2 (длина 5.20 м) проложена параллельно трансекте 1 на расстоянии 3.40 м к югу от нее и располагается на южной части скалы, примыкающей к

ТАБЛИЦА 2

Величина нагрузки ведущих факторов на исследуемые переменные

Переменные	Трансекта 1		Трансекта 2		Трансекта 3		Трансекта 4	
	Фактор		Фактор		Фактор		Фактор	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Обилие	0.20	0.98	0.07	0.68	0.34	−0.56	0.20	0.94
Удаленность от берега	−0.95	0.06	−0.97	−0.01	−0.96	−0.17	−0.95	0.02
Субстрат	0.85	−0.09	−0.01	0.74	−0.14	0.82	0.56	−0.32
Влажность	−0.92	0.07	−0.97	0.05	−0.96	−0.14	−0.95	−0.01
Нагрузка на факторы	63.2 %	24.4 %	47.5 %	25.6 %	49.4 %	26.1 %	51.4 %	24.9 %

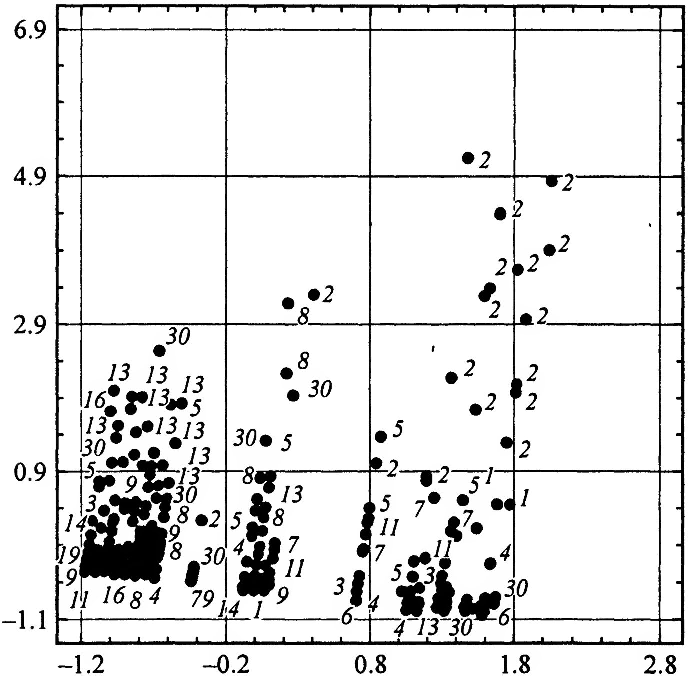

Рис. 1. Расположение экспериментальных точек в пространстве обобщенных факторов (трансекта 1). По оси асбцисс — фактор 1, по оси ординат — фактор 2. Цифры на рисунке соответствуют кодам видов (см. табл. 1).

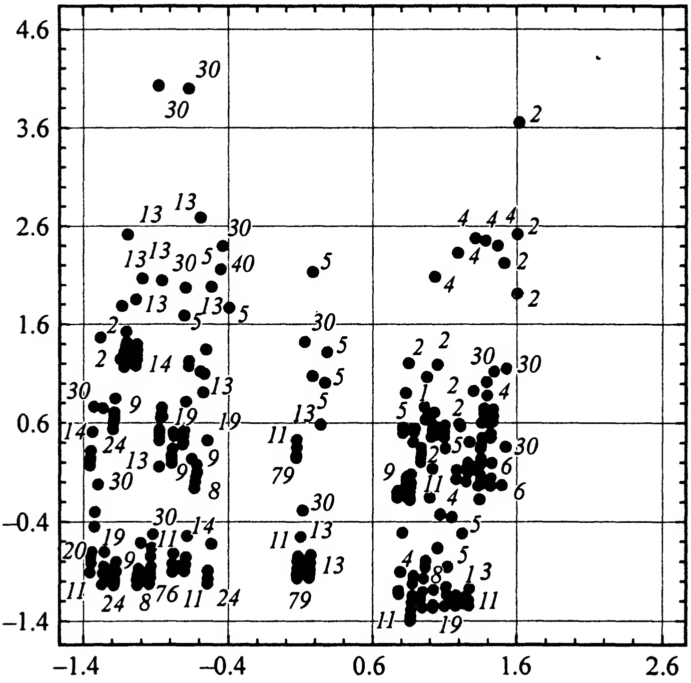

Рис. 2. Расположение экспериментальных точек в пространстве обобщенных факторов (трансекта 2). Обозначения те же, что и на рис. 1.

песчаному пляжу. Вдоль трансекты 2 отмечено 15 видов лишайников (рис. 2). От центральной части скалы к участку, через который проложена трансекта, проходит крупная трещина, на нее приходится часть пробных площадей. К трещине приурочены мхи *Cladonia* sp., высшие сосудистые растения (рис. 2). 1-й ведущий фактор — «влажность» (наибольшее значение нагрузки на переменные «удаленность от берега» и «влажность»), на него приходится бóльшая часть нагрузки (47.5 %) (табл. 2).

Во 2-й ведущий фактор с нагрузкой 25.6 %, названный «субстрат—обилие», вошли 2 параметра по величине наибольших нагрузок — «субстрат» и «обилие» (табл. 2). В диапазоне варьирования 1-го фактора характер микрорельефа меняется от сглаженного (в области высоких положительных значений) к мелко- и крупноямчатому (в области отрицательных его значений), т. е. от берега к границе почвенного покрова.

В пределах 1-го фактора «влажность» выделяется 3 группы лишайников (рис. 2). Так, в области высоких положительных значений 1-го фактора (влажные местообитания) поселяются виды *Ephebe hispidula, Bellemerea cinereorufescens, Rhizocarpon badioatrum, Aspicilia aquatica, A. caesiocinerea.* В области умеренных значений 1-го фактора выделяется небольшая группа видов лишайников: *Rhizocarpon badioatrum, Umbilicaria deusta, Aspicilia caesiocinerea.* В области отрицательных его значений (сухие местообитания) встречаются виды *Umbilicaria deusta, Melanelia sorediata, Rhizocarpon badioatrum, R. geographicum, Aspicilia caesiocinerea.*

По 2-му фактору наибольшее проективное покрытие отмечается у *Ephebe hispidula, Bellemerea cinereorufescens* в условиях максимального увлажнения; *Umbilicaria deusta* и мхов на более сухой части скалы. Средние значения «обилия» отмечены у *Rhizocarpon badioatrum,* который обитает в широком диапазоне фактора «влажности».

Трансекта 3 (длина 11.10 м), расположенная на расстоянии 3.10 м к северу от трансекты 1, проходит через зону с крупной трещиной. На трансекте 3 зарегистрировано всего 10 видов лишайников (рис. 3), т. е. на самой длинной трансекте лишайники представлены наименьшим числом видов. Это связано с тем, что часть пробных площадей приходится на трещину, дно которой занято песком (нет лишайников), лишь вертикальные стенки обрастают накипными талломами видов таких родов, как *Rhizocarpon, Aspicilia.* Присутствуют участки с наносной почвой, на ней растут мхи и кустистые лишайники (*Cladonia* sp. sp.) (рис. 3). Выраженность микрорельефа увеличивается от высоких значений влажности к низким. 1-м фактором выступает «влажность» (наибольшее значение нагрузки на переменные «удаленность от берега» и «влажность») (табл. 2).

2-й ведущий фактор «субстрат-обилие» выделился по нагрузкам на соответствующие переменные (табл. 2). По градации 1-го фактора выделяются 3 группы лишайников (рис. 3). В области высоких значений влажности (у воды) обитают *Ephebe hispidula, Aspicilia aquatica, Rhizocarpon badioatrum, Phaeophyscia sciastra, Bellemerea cinereorufescens.* Наиболее часто в этой зоне встречается *Ephebe hispidula,* гораздо реже остальные виды. В области с умеренной влажностью субстрата лишайники представлены теми же видами с включением *Candelariella vitellina* и *Lecanora polytropa,* преобладание какого-либо вида не обнаруживается. В области отрицательных значений 1-го фактора, т. е. в более сухих местообитаниях (ближе к границе почвенного покрова), меняется видовой состав лишайников, появляются *Aspicilia caesiocinerea, Umbilicaria deusta, Rhizocarpon badioatrum, Lecanora polytropa.*

Относительно 2-го фактора среди исследованных лишайников выделился вид *Ephebe hispidula,* сконцентрированный в основном в области низких значений фактора, что соответствует однородному субстрату (без трещин) и наибольшему обилию лишайников. В широком диапазоне фактора «субстрат—обилие» встречается *Rhizocarpon badioatrum.* В области высоких значений 2-го фактора, который характеризуется наибольшей выраженностью микрорельефа (зона трещиноватости), с минимальным обилием встречаются *Candelariella vitellina, Lecanora polytropa, Aspicilia aquatica, A. caesiocinerea, Phaeophyscia sciastra, Bellemerea cinereorufescens.*

Трансекта 4 (длина 6.0 м) расположена параллельно трансекте 3 на расстоянии 1.86 м от нее на север (самая северная из трансект). Вдоль нее отмечены

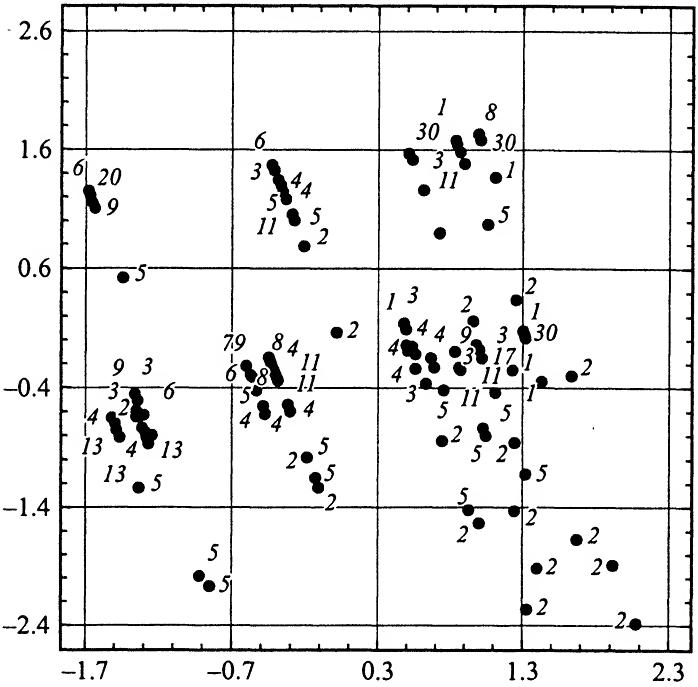

Рис. 3. Расположение экспериментальных точек в пространстве обобщенных факторов (трансекта 3). Обозначения те же, что и на рис. 1.

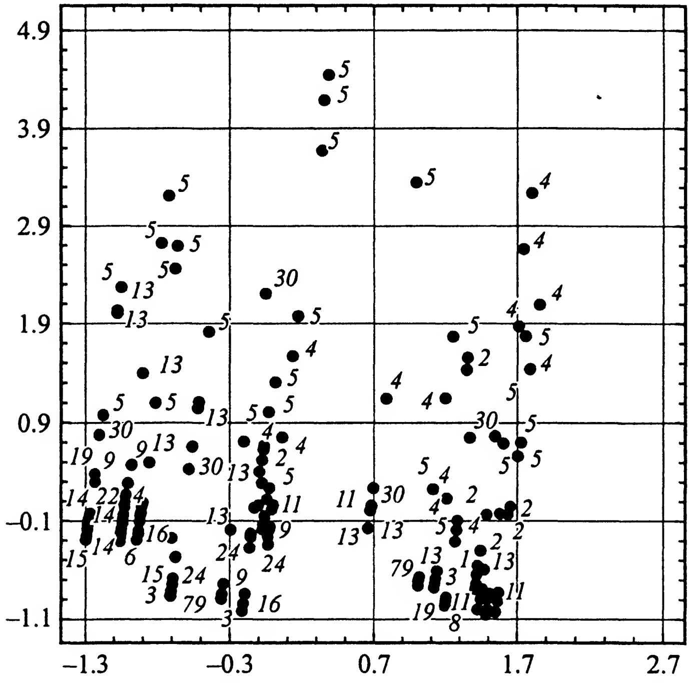

Рис. 4. Расположение экспериментальных точек в пространстве обобщенных факторов (трансекта 4). Обозначения те же, что и на рис. 1.

14 видов лишайников (рис. 4). Вдоль всей трансекты на разном расстоянии от нее находятся фрагменты растительного покрова, сформированные на наносной почве у подножия поднимающегося скального уступа в северной части скалы. До напочвенного покрова на различных участках от 1.40 до 0.50 м. Поверхность скального субстрата неровная, имеется сеть мелких трещин и впадин. Характер субстрата меняется от сглаженного (у воды) до крупноямчатого (у границы почвенного покрова). 1-й фактор — «влажность» (наибольшее значение нагрузки на переменные «удаленность от берега» и «влажность») имеет нагрузку 51.4 % (табл. 2). 2-й фактор назван «обилие—субстрат» по наибольшим нагрузкам на соответствующие переменные, общая нагрузка на фактор 24.9 % (табл. 2).

Вдоль 1-го фактора выделяются 2 группы лишайников. В области высоких положительных значений 1-го фактора, которому соответствуют самые влажные участки скалы, наиболее часто встречаются *Ephebe hispidula, Rhizocarpon badioatrum, Bellemerea cinereorufescens.*

На сухих участках скалы (отрицательные значения 1-го фактора) набор видов лишайников меняется, увеличивается их разнообразие. Здесь обитают *Umbilicaria deusta, Aspicilia caesiocinerea, Cladonia* sp. sp., *Lepraria* sp., *Rhizocarpon badioatrum, Bellemerea cinereorufescens, Diploschistes muscorum, Melanelia stygia, Rhizocarpon geographicum* (рис. 4).

В области высоких значений 2-го фактора (максимальное обилие, сглаженный субстрат) в широком диапазоне влажности встречается *Rhizocarpon badioatrum. Bellemerea cinereorufescens* в условиях высокой влажности имеет наибольшие значения проективного покрытия. Наибольшее количество видов лишайников (по этой трансекте) обитает в области отрицательных значений 2-го фактора, которым соответствуют высокая трещиноватость породы и минимальное обилие.

Проведенное исследование позволило рассмотреть весь спектр лишайниковых сообществ на большой по площади и достаточно гетерогенной по условиям скальной поверхности. Самое большое число видов было отмечено на краевых трансектах: на трансекте 2 — южной (15 видов) и трансекте 4 — северной (14 видов). Для трансекты 2 это может быть связано с близким расположением леса, примыкающего к песчаному пляжу, что создает условия, способствующие более активному заселению этого участка скалы. Так, в лишайниковых сообществах на трансекте 2 встречаются лесные виды родов *Cetraria, Cladonia.* Вдоль всей длины трансекты 4 на достаточно близком расстоянии (0.5—1.4 м) находится почвенно-растительный комплекс, который также оказывает существенное влияние на формирование лишайникового покрова, способствуя увеличению видового разнообразия.

Освоение типичного для этого района исследования субстрата, которым являются крупнозернистые граниты, в данных условиях среды осуществляется в основном 20 видами лишайников. Закономерности их размещения и вклад в лихенопокров определяются условиями увлажнения, ведущим параметром которого является действие прибойной волны.

Проведенные исследования показали, что выделяются 3 группы литофильных лишайников, различающиеся требованиями к условиям увлажнения субстрата.

Первая группа — виды, обитающие на участке скалы, расположенной около уреза воды, и способные выдерживать временное затопление: *Ephebe hispidula, Aspicilia aquatica, Candelariella vitellina, Phaeophyscia sciastra.*

Вторая группа — виды, обитающие на участке скалы, наиболее удаленной от воды, и приспособленные к более сухим местообитаниям: *Rhizocarpon geographicum, Umbilicaria deusta, Melanelia stygia, Diploschistes muscorum, Cetraria odontella, Cladonia* sp. sp.

Третья группа — виды, обитающие по всей скале в широком диапазоне изменения значений влажности: *Rhizocarpon badioatrum, Aspicilia caesiocinerea, Lecanora polytropa, Lepraria* sp., *Rinodina milvina, Staurothele areolata, Bellemerea cinereorufescens.*

В результате анализа размещения лишайниковых сообществ по трансектам выделились 3 зоны, отличающиеся показателями факторов среды и составом лишайникового населения.

Зона 1 характеризуется высокими показателями влажности — 3 балла (рис. 1—4). На скале этот участок включает прибрежную полосу шириной 2.5—4.5 м, которая омывается береговой волной. Ее заселяют 10 видов, выдерживающих временное затопление (табл. 1). Общее проективное покрытие лишайников в этой зоне по трансектам составляет 60—90 %.

Для зоны 2 характерны умеренные значения влажности — 2 балла (рис. 1—4). На скале она располагается за прибрежной полосой и представляет собой участок 1.5—2 м шир., который в штормовую погоду находится в поле действия брызг и падающей волны. Для этой зоны характерны лишайники с мелкими талломами, прочно прикрепленными к субстрату (накипные и умбиликатные жизненные формы). Лишайники представлены 11 видами (табл. 1), их общее проективное покрытие по трансектам составляет 30—50 %.

Зона 3 характеризуется наименьшими значениями влажности — 1 балл (рис. 1—4), наиболее удалена от уреза воды и не испытывает прямого действия волн, граничит с почвенным покровом. Лишайники отличаются наибольшим разнообразием и плотностью населения, представлены 14 видами с общим проективным покрытием 95—100 %.

В пределах зон 1 и 2 наблюдается сходный видовой состав лишайникового покрова по всем 4 трансектам. Лишайниковые сообщества, сформировавшиеся в условиях, которые тысячелетиями оставались одинаковыми (Костин, 1989), можно считать устойчивыми структурными образованиями. Нарушение этой стабильности возможно только с отступлением озера.

Удаляясь от уреза воды к зоне 3, эпилитный лишайниковый покров испытывает сильное влияние почвенно-растительного комплекса, формирующегося на этом же скальном выходе. Это сказывается на разнообразии в структуре лишайниковых сообществ; в них включаются кустистые лишайники *Cetraria odontella, Melanelia stygia, M. sorediata, Cladonia* sp. sp., часть из которых являются лесными видами. Это позволяет рассматривать лишайниковое сообщество зоны 3 как динамическое сообщество экотонного типа на границе почвенного покрова лесной зоны и прибрежной заливаемой скалы.

Проведенный анализ показал, что ведущим фактором формирования лишайниковых сообществ прибрежных скал являются условия влажности скального субстрата. Часть скалы, которая примыкает к урезу воды и включает в себя зоны 1 и 2, имеет менее проработанную поверхность субстрата, дальнейшие изменения которого биотой ограничиваются действием волны. Это дает основание предполагать, что исследуемые нами лишайниковые сообщества на этой части скалы, пространственное положение которой относительно водоема не менялось тысячелетиями, представляют собой длительно существующие сообщества на начальных этапах сукцессии.

Слабое влияние структуры субстрата и выраженности микрорельефа на участке скалы вблизи почвенного покрова (зона 3) может быть связано с тем, что на данном этапе выветривания и освоения субстрата они перестают быть ведущими факторами в формировании лишайникового покрова.

Таким образом, ведущим фактором формирования лишайниковых сообществ прибрежных скал крупного водоема является влажность субстрата, создаваемая прибойной волной.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства окружающей среды Норвегии и при частичной финансовой поддержке фонда ФЦП «Интеграция» (рег. № 639).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова И. М., Шимановская Е. О. Распространение эпилитных лишайников в зависимости от петрографии и химизма горных пород Хибинского горного массива // Ботанические исследования за Полярным кругом. Кировск, 1990. С. 98—106.

Голубкова Н. С. Отношение лишайников к субстрату и другим экологическим факторам внешней среды // Жизнь растений. М., 1977. Т. 3. С. 426—431.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 248 с.

Костин В. А. Гранитоиды и метасоматиты Водлозерского блока (юго-восточная Карелия). Петрозаводск, 1989. 163 с.

Магомедова М. А. Сукцессии сообществ литофильных лишайников в высокогорьях Северного Урала // Экология. 1979. № 3. С. 29—38.

Мартин Ю. Л. Лихенометрия и динамика лишайниковых группировок // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981. С. 97—98.

Мартин Ю. Л. Проблема экстремальности в экологии низших растений // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984. С. 9—19.

Полынов Б. Б. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах // Почвоведение. 1945. № 7. С. 327—339.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 215 с.

Фадеева М. А., Голубкова Н. С., Витикайнен О., Ахти Т. Предварительный список лишайников Карелии и обитающих на них грибов. Петрозаводск, 1997. 100 с.

Ярилова Е. А. Роль литофильных лишайников в выветривании массивно-кристаллических пород // Почвоведение.1947. № 9. С. 533—548.

Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, 1958. 628 p.

John E., Dale M. R. T. Determinants of spatial pattern in saxicolous lichen communities // Lichenologist. 1991. Vol. 23. N 3. P. 227—236.

Ott S., Burger E., Schuster G., Iahns M. Determination of lichens on rock // Herzogia. 1996. N. 12. P. 171—197.

Pentecost A. A comparison of the lichens of two streams in Gwynedd // Lichenologist. 1977. Vol. 9. P. 107—111.

Петрозаводский государственный университет
Институт леса КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 26 II 1999

SUMMARY

The structure of lichen cover of the shore rocks was studied taking into consideration substrate characteristics and the effect of environmental factors. It was found that 20 species of lichens are present in lichen associations growing on the granite rocks. Several groups of lichens were distinguished depending on the substrate humidity content in their habitats. Differences in the structure of lichen cover depending on the distance from the sea line were shown. It was suggested that the development of epilithic lichen associations of the shore rocks depends on the degree of substrate humidity. Thus humidity content of rock surface is the major factor affecting the formation of epilithic lichen associations of the shore rocks of large water bodies.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.623.2

© И. В. Беляева

НОВАЯ РАЗНОВИДНОСТЬ *SALIX VIMINALIS* (*SALICACEAE*) ИЗ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

I. V. BELYAEVA. A NEW VARIETY OF *SALIX VIMINALIS (SALICACEAE)* FROM TUMEN REGION

Описана новая разновидность *Salix viminalis* var. *pyramidalis*, найденная в окрестностях г. Тобольска.

Ключевые слова: новая разновидность, *Salix*.

В 1980 г. в зарослях ивняка поймы реки Иртыш (окрестности г. Тобольска) была найдена необычная форма *Salix viminalis* L., отличающаяся узкопирамидальной формой кроны.

Salix viminalis L. var. pyramidalis I. Beljaeva var. nov. — Arbor ad 5—6 m alta, trunco ad 30 cm crasso, a *S. viminalis* communi coma eximie pyramidali differt. In statu naturali specimina feminea inventa. Nunc in Horto botanico Ekaterinburgensi et alibi culta.

Typus: «Prope urbem Tobolsk, salicetum ad fluv. Irtysch (in terra nuda), 26 IV 1980, V. Schaburov, N 1» (LE, iso — LE, MHA, SVER.).

Area geographica. Raro et tantum in adjacentibus oppidi Tobolsk, regio Tjumenskaja, in valle vere inundata fluminis Irtisch obvia est.

Высокое дерево с пирамидальной кроной, достигающее 5—6 м выс. и 30 см в диам. От *S. viminalis* var. *viminalis* отличается пирамидальной формой роста. Представлена только женскими особями.

Тип: «Около г. Тобольска, пойма р. Иртыш (ивняк беспокровный), 26 IV 1980, № 1, В. Шабуров» (LE, iso — LE, MHA, SVER.).

Паратипы (paratypi). Г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, в культуре, на систематическом участке ив, возле лиственничной аллеи, инвентарный № 180, выращены из черенков, взятых с дерева в зарослях ивы в пойме р. Иртыш, в окрестностях г. Тобольск. Женское растение. 20 IV 1998, 17 VIII 1999, И. Беляева, О. Епанчинцева (LE).

Географическое распространение. Встречается редко и только в пойме р. Иртыш в окрестностях г. Тобольска Тюменской обл.

Изучение биологических особенностей описываемой разновидности *S. viminalis* в условиях культуры на территории Ботанического сада УрО РАН (г. Екатеринбург) в течение 19 лет показало, что растения образуют полноценные семена, скрещиваясь с *S. viminalis* var. *viminalis*, естественно произрастающей на территории ботанического сада. Укореняемость черенков в опыте составляет 80—90 %. Обладая декоративным обликом, быстрым ростом и высокой приживаемостью черенков, пирамидальная форма ивы прутовидной нашла широкое применение в практике озеленения городов уральского региона под названием «Тобольская Пирамидальная». Рекомендована для аллейных и одиночных посадок.

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург
E-mail: ivbelyaev@mail.ru

Получено 3 XII 1999

SUMMARY

A new variety of *Salix viminalis* L. var. *pyramidalis* I. Beljaeva found near Tobolsk city is described.

УДК 582.736 (479.25)

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 8

© И. Г. Аревшатян

РЕВИЗИЯ *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) АРМЕНИИ. СЕКЦИЯ *ONOBRYCHIUM*

I. G. AREVSHATIAN. REVISION OF *ASTRAGALUS (FABACEAE)* OF ARMENIA. SECTION *ONOBRYCHIUM*

Приведены результаты критической ревизии астрагалов Армении секции *Onobrychium*. На территории республики произрастают 12 видов этой секции: *Astragalus hajastanus, A. conspicuus, A. aduncus, A. cancellatus, A. shagalensis, A. xerophylus, A. arguricus, A. kadshorensis, A. goktschaicus, A. onobrychis, A. bungeanus, A. sevangensis.*

Ключевые слова: Армения, род *Astragalus*, секция *Onobrychium*, систематика.

Критическая ревизия видов секции *Onobrychium* Bunge рода *Astragalus* L., произрастающих в Армении, позволила уточнить видовой состав этой секции на территории республики. Изучены гербарии, хранящиеся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Институте ботаники НАН Армении (ERE). Распространение растений в пределах республики дается по принятым во «Флоре Армении» флористическим районам, установленным А. Л. Тахтаджяном (1954); на Кавказе — согласно принятым А. А. Гроссгеймом (1949) флористическим районам.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листочков 1—8 (10) пар. Кистеножки намного превышают кроющий лист . . . . 2.

— Листочков (5) 6—17 (20) пар . . . . 4.

2. Прицветники (2) 3—8 мм дл., равны, короче или длиннее трубки чашечки, ланцетные, реже линейно-ланцетные или яйцевидные, беловолосистые, нередко с небольшой примесью черных волосков, позднее голые, пленчатые. Ось соцветия не удлиняется при плодах. Стебли от деревянистого основания прямостоячие, тонкие, серые от прижатых белых волосков, малооблиственные, ветвление только наверху, многочисленные, 15—50 см дл. Листья 1—5 см дл., листочков 3—8 (10) пар, с обеих сторон густо прижато-беловолосистых, продолговато-линейных, продолговато-ланцетных или обратнояйцевидных, 4—7 (12) мм дл., 1—2 мм шир., иногда конечный листочек крупнее остальных. Чашечка колокольчатая, 5—10 мм дл., зубцы шиловидные, равны или короче иногда в 2 (3) раза трубки чашечки, преимущественно прижато-беловолосистые, часто с примесью черных волосков, обычно опускающихся на трубку параллельными полосками. Венчик фиолетовый. Бобы с неясным переходом в носик, продолговато-овальные, чуть превышают чашечку. Серые растения . . . . 1. *A. hajastanus* Grossh.

— Прицветники 1—2.5 (3) мм дл., треугольные, скудно волосистые, по краям реснитчатые. Ось соцветия удлиняется при плодах . . . . 3.

3. Стебли от мощного деревянистого основания тонкие, коленчато изогнутые или прямые, приподнимающиеся или распростертые, 15—45 см дл. Листья до 4 см дл.; листочков 1—5 пар, обратнояйцевидных или ланцетных, на верхушке с выемкой или островатых, с обеих сторон прижато-беловолосистых. Чашечка 5—6 мм дл., трубка ее прижато-волосистая, зубцы зеленые, 2—3 мм дл., скудно опушены черными и белыми волосками, черные волоски часто опускаются на трубку параллельными полосками. Венчик бледно-фиолетовый, реже белый, 12—18 мм дл. Бобы с неясным переходом в носик, продолговато-яйцевидные, бело прижато-волосистые, 6—7 мм дл. Серые растения . . . . 2. *A. conspicuus* Boriss.

— Стебли прямые, не изогнутые коленчато, 20—40 см дл. Листья 6 см дл., листочков (3) 5—6 пар, (6) 8—15 мм дл., 1.5—2.0 мм шир., с обеих сторон прижато-беловолосистых, линейных или продолговато-ланцетных, заостренных. Чашечка 6—8 мм дл., трубка ее смешанно прижато-черно- и беловолосистая, зубцы 2—3 мм дл., скудноволосистые, шиловидные. Флаг 15—19 мм дл. Бобы с неясным переходом в носик, продолговато-яйцевидные, прижато-беловолосистые. Серо-зеленые растения . . . . 3. *A. aduncus* Willd.

4. Прицветники (3) 4—8 мм дл., равны, длиннее или короче трубки чашечки, линейно-шиловидные или ланцетные, в верхней половине зеленые, в нижней белопленчатые. Чашечка бородавчатая (6) 8—11 мм дл., зубцы нитевидные, зеленые, равны, реже короче трубки чашечки. Соцветие многоцветковое, головчатое, позднее удлиненное, но не рыхлеющее .... 5.

— Прицветники (0.5) 1—3.5 (4) мм дл., короче трубки чашечки .... 6.

5. Кистеножки 10—22 см дл., намного превышающие длину стебля. Стебли укороченные, 3—16 (17) см. Листья 6—7 см дл., листочков (6) 8—16 (18) пар, от рассеянно до шелковисто опушенных, 3—18 мм дл., 1.5—4 мм шир. Чашечка опушена оттопыренными или полуприжатыми волосками. Венчик 18—24 мм дл. Боб прямой, 6—10 мм дл., с неясным переходом в носик, оттопыренно черно- и белопушистый. Зеленовато-серые растения .... 9. *A. kadshorensis* Bunge.

— Кистеножки 3—8 см дл., в 3—6 раз короче стебля. Стебли 15—45 см дл. Листья 3—6 см дл., листочков 4—12 пар, с двух сторон густо прижато-волосистых, 5—12 мм дл., (1.5) 2—4 шир. Чашечка опушена оттопыренными, извилистыми черными и белыми волосками. Бобы яйцевидные, чуть превышающие чашечку, относительно заметно переходящие в носик, оттопыренно-волосистые. Серебристо опушенные растения .... 4. *A. cancellatus* Bunge

6. Бобы повисающие, (6) 12—15 мм дл., с неясным переходом в носик, продолговатые, прямые или изогнутые, опушенные черными и белыми волосками. Стебли тонкие, слабые, полегающие или прямостоячие, 13—40 (60) см дл. Кистеножки намного длиннее кроющего листа, тонкие. Чашечка темноокрашенная, прижато- или полуприжато-волосистая с преобладанием черных волосков, 6—8 мм дл., трубка ее 4—5 мм дл., зубцы нитевидные, заостренные, 2—3 мм дл. Прицветники 2—3.5 (4) мм дл. Листья 4—5 см дл., листочков 8—14 пар, с обеих сторон прижато-волосистых, 6—10 (13) мм дл., 1—2.5 мм шир. Венчик красный, флаг 15—18 мм дл. Серо-зеленые или зеленые растения .... 8. *A. arguricus* Bunge

— Бобы вверх или горизонтально направленные .... 7.

7. Чашечка с горбинкой у основания, негусто опушенная тонкими, мягкими, оттопыренными длинными белыми волосками и мелкими, тонкими, почти курчавыми полуприжатыми черными волосками, трубка ее 3—4.5 мм дл., зубцы 0.5—1.5 мм дл. Бобы негусто оттопыренно опушенные мягкими черными и мягкими белыми волосками, без бородавок, 6—7 мм дл. Прицветники 2—3 (4) мм дл. Стебли ветвистые, олиственные, приподнимающиеся или лежачие, 5—14 см дл. Кистеножки 2—6 см дл. Соцветие густое, малоцветковое. Листья обычно горизонтально отстоящие от стебля, 2.5—4 см дл., листочков 5—12 пар, с двух сторон оттопыренно беловолосистых .... 5. *A. shagalensis* Grossh.

— Чашечка без горбинки у основания .... 8.

8. Бобы длинно, густо, оттопыренно опушенные черными и белыми волосками, с ясным переходом в носик, бородавчатые, 5—8 мм дл. Венчик при плодах остающийся .... 9.

— Бобы негусто, коротко полуприжато-волосистые, реже голые, с неясным переходом в носик. Венчик при плодах опадающий .... 10.

9. Зеленые травянистые растения (10) 20—50 см выс., с подземными корневищами. Стебли с раздвинутыми междоузлиями, олиственные в основном в верхней половине, прямые или приподнимающиеся. Кистеножки 6.5—15.0 см дл. Соцветие многоцветковое, при плодах слегка удлиняющееся, но не рыхлеющее. Венчик 16—19 мм дл. Листья 6—10 см дл., листочков 8—15 пар, 7—20 мм дл., 1.5—2.5 мм шир., негусто прижато-волосистых. Прицветники 1.5—2.5 мм дл. Чашечка прижато преимущественно черноволосистая, без бородавок, 6—7 мм дл., с притупленными зубцами 1.5—2.5 мм дл. .... 7. *A. goktschaicus* Grossh.

— Серо-опушенные низкие полукустарнички 5—15 (20) см выс. Стебли со сближенными междоузлиями 2—6 см дл., распростертые или приподнимающиеся. Кистеножки 1—10 см дл. Соцветие малоцветковое, при плодах не удлиняющееся. Венчик 11—14 мм дл. Листья 2—5 см дл., листочков 5—11 пар, на верхушке тупых или выемчатых, 3—6 мм дл., 1.5—2.5 (3) мм шир. Прицветники 1.5—4.0 мм дл. Чашечка полуприжато-волосистая, с черными и белыми волосками, с бородавками или без них, трубка ее 3.5—5.0 мм дл., зубцы 0.5—2 (3) мм дл. .... 6. *A. xerophylus* Ledeb.

10. Зеленые, скудно прижато-волосистые растения. Стебли крепкие, обычно прямостоячие, с раздвинутыми междоузлиями, 25—60 см дл. Бобы трехгранные, продолговато-яйцевидные, вверх направленные, постепенно переходящие в носик, оттопыренно волосистые, 11—15 (20) мм дл. Кистеножки крепкие, равны смежному междоузлию или превышают его. Ось соцветия удлиняется при плодах. Венчик фиолетовый, флаг 18—25 мм дл. Прицветники короче трубки чашечки, пленчатые, 2.5—4.0 мм дл. Чашечка 8—11 мм дл., негусто полуприжато-волосистая. Зубцы 2—5 мм дл., равны трубке или длиннее ее. Листья 5—10 см дл., листочков 6—16 пар, от эллиптических до линейно-ланцетных, 9—20 мм дл., 2—3 мм шир. .... 10. *A. onobrychis* L.

— Серые или серо-зеленые растения. Стебли тонкие, приподнимающиеся, 20—40 см дл. Бобы не трехгранные .... 11.

11. Чашечка (6) 7—10 мм дл., бородавчатая, негусто опушенная отстоящими или полуприжатыми смешанными белыми и черными волосками, трубка ее 4—6 мм дл., зубцы шиловидные, заостренные, торчащие (2.5) 3—5 мм дл. Прицветники пленчатые (1.5) 2—3 мм дл. Бобы продолговатые, обычно горизонтально отстоящие от стебля, 8—15 мм дл. Соцветие шаровидное, не удлиняющееся по отцветании. Стебли прямые, у основания приподнимающиеся, ветвистые, мало олиственные. Кистеножки 5—15 см дл. Листья 4.5—6 (8) см дл., листочков 6—11 (14) пар, (2) 3.5—6.5 (8.5) мм дл., 1—2 мм шир., негусто прижато-волосистых, линейно-продолговатых или продолговато-эллиптических. Венчик красновато-сиреневый, флаг 15—19 (22) мм дл. .... 11. *A. bungeanus* Boiss.

— Чашечка 5.5—6 (7) мм дл., без бородавок, преимущественно прижато-волосистая, трубка ее 4—5 мм дл., зубцы прямые, тупые, 1.5—2 (3) мм дл. Прицветники пленчатые, 1.5—2 мм дл. Бобы без бородавок, 6—10 мм дл., вверх или горизонтально направленные. Ось соцветия при плодах обычно удлиняется. Стебли приподнимающиеся. Кистеножки 4—12 см дл. Листья обычно сосредоточены в нижней части растения, 4.5—6 (8) см дл., листочков 7—17 (20) пар, от продолговато-ланцетных до линейных, 3—15 мм дл., 1—3 мм шир. Флаг 14—19 мм дл. Верхняя часть венчика сиренево-красноватая, нижняя часть светло-розовая . . . . 12. *A. sevangensis* Grossh.

1. *A. hajastanus* Grossh. 1927, Beih. Bot. Centralbl. 44, 2 : 221.

Описан из Армении. Typus: «Distr. Erivan, prope pagum Shor-Bulagh, ca 1000 m, in schistosis, 19 VII 1919, A. Grossheim»(?).

В нижнем и среднем горных поясах до 2000 м над ур. моря. На сухих гипсоносных каменистых и щебнистых склонах из известняковых пестроцветных мергелей, в трагакантниках, в можжевеловом редколесье. — Севан (Даранак, Арегуни), Гег., Ерев., Дар., Мегри (Нювади).

Кавказ (Вост. (Джебраил) и Южн. Закавк.). Возможно нахождение в Иране. Цв. VII—VIII.

Растения из Севана, Мегри и Нахичевани отличаются от обычной формы оттопыренным опушением чашечки и прицветников. Севанская популяция выделяется также большим количеством черных волосков на них. Несмотря на вариабельность признаков чашечки и прицветников, *A. hajastanus* легко узнаваем по прямым, белым, тонким, маловетвистым стеблям, оканчивающимся малоцветковым соцветием.

2. *A. conspicuus* Boriss. 1947, Бот. мат. (Ленинград), 10 : 49. — *A. aduncus* auct. non Willd.: Гроссг. 1930, Фл. Кавк. 2 : 309.

Lectotypus (Podlech, Sytin, 1996): Нахичевань, «сухие холмистые гряды между Ордубадом и Акулисом, 19 V 1914, № 14209, Ю. Воронов» (LE!, Iso — LE!).

В нижнем и среднем горных поясах до 1500 м над ур. моря. На песчаных и гипсоносных почвах, на сухих каменистых и щебнистых склонах, в полынной полупустыне. — Ерев.

Кавказ (Южн. Закавк.). Цв. V—VI.

Эндемик Южного Закавказья. Весьма близок с *A. aduncus* Willd.

3. *A. aduncus* Willd. 1800 (1802?) Sp. Pl. 3 : 1269, non Bieb. 1808.

Описан из Армении. Typus: «Armenia, Tournefort» (B ?).

В нижнем и среднем горных поясах до 1600 м над ур. моря. На сухих гипсоносных каменистых и щебнистых склонах из известняковых пестроцветных мергелей, на песчаных почвах, в можжевеловом редколесье. — Ерев.

Кавказ (Южн. Закавк., Нахичевань). Сев.-вост., южн. и вост. Анатолия, Сирия, Ливан, Зап. Иран. Цв. V—VI.

Небольшое количество образцов *A. aduncus*, хранящихся в LE, собрано из Восточного Закавказья и Талыша. Сборы из Армении и Нахичевани, ранее тестированные как *A. aduncus*, в дальнейшем переопределены как *A. conspicuus*. В первоописании и в других изданиях в качестве отличительных признаков *A. conspicuus* и *A. aduncus* принимаются следующие. *A. aduncus* — более прижатое опушение чашечки; листочков 6—8 пар, продолговато-ланцетных, нижние иногда овальные; стебли прямые. *A. conspicuus* — листочков 3—5 пар, нижние лопатчато-яйцевидные, реже продолговатые; тупые, реже островатые; стебли коленчато-извилистые.

Накопившийся в ERE большой гербарный материал из Армении и Нахичевани не подтверждает константность этих признаков, дающих множество переходов. Не имея возможности видеть тип *A. aduncus*, мы воздерживаемся от отождествления *A. conspicuus* с *A. aduncus*. В качестве *A. aduncus* здесь мы принимаем крайнюю форму — образцы с узкими продолговатыми листочками в числе 6—8 пар.

4. A. cancellatus Bunge 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. 11 (16) : 102; id. 1869, l. c. 15 (1) : 178. — *A. pseudocancellatus* Grossh. 1927, Beih. Bot. Centralbl. 44, 2 : 221. — *A. perrarus* Boriss. 1947, Бот. мат. (Ленинград), 10 : 48.

Описан из северо-западного Ирана (Sultanieh, Urmiah, Tschorbula etc.). Lectotypus (Podlech, 1998): Иран, «Inter Chorrum-deher et Sultanieh, 6 VI 1859, Bunge et Bienert» (P, iso — G-Bois.).

В степи, на сухих каменистых и щебнистых, глинистых склонах, в редколесьях, в шибляке, в расщелинах скал, 600—2300 м над ур. моря. — Шир., Араг., Апар., Севан, Гег., Ерев., Дар., Занг., Мегри.

Кавказ (Вост. и Южн. Закавк.). Сев.-вост. Анатолия, сев.-зап. Иран. Цв. VI—VII.

5. *A. shagalensis* Grossh. 1930. Фл. Кавк. 2 : 312.

Описан по материалам из Армении и Турции. Lectotypus (Сытин, 1984): «Армения, окр. г. Кировакан, окр. сел. Шагали, каменистый южный склон, 9 VII 1920, А. Б. Шелковников» (TBI!).

В среднем горном поясе от 1000 до 1700 м над ур. моря. В степи, на сухих щебнистых склонах. — Шир. (Баяндур), Лори, Иджев.

Кавказ (Южн. Закавк.). Вост. Анатолия (б. Ольтинский округ). Цв. V—VI.

6. *A. xerophylus* Ledeb. 1843, Fl. Ross. 1 : 607.

Описан из Турции. Typus: «Monte Ararat locis aridissimis. Hehn.» (LE!). В верхнем горном поясе. На каменистых местах. — В. Ахур., Севан.

Кавказ (Южн. Закавк.). Сев.-вост. Анатолия. Цв. VI—VII.

Один из очень редких астрагалов. Приводимый в первоописании и в других изданиях в качестве специфичного для *A. xerophylus* признак — очень короткие, до 1 мм, зубцы чашечки — оказался изменчивым. На нашем материале длина зубцов чашечки варьирует от 0.5 до 2(3) мм. На территории Армении *A. xerophylus* собирался в следующих местах: Distr. Novo-Bajazet, prope pagum Noraduz, 6300—6500′, 12 VII 1923, A. Grossheim et O. Zedelmejer (ERE 14798); Distr. Novo-Bajazet, prope pagum, 12 VII 1923, A. Grossheim et O. Zedelmejer (ERE 116113); Distr. Novo-Bajazet, prope lacum Gilli, 14—15 VII 1923, A. Grossheim et O. Zedelmejer (ERE 14785, 116114, 116116); Distr. Novo-Bajazet, prope pagum Kyrch-Bulagh, 6500′, 27 VII 1923, A. Grossheim et Zedelmejer (ERE 14789); Армения, Амасийский р-н, 2 км к северу от села Кызыл-Коч, южный склон, 11 VII 1935, А. Магакьян (ERE 146728); Бассейн оз. Севан, Варденисский р-н, между селами Даранак и Арегуни, 30 VI 1998, Э. Назарова (ERE 146729-30).

7. *A. goktschaicus* Grossh. 1940. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 9 : 16.

Описан из Армении. Typus: Армения, оз. Севан, «Distr. Novo-Bajazet, prope lacum Gilli, 15.VII.1923, A. Grossheim et Zedelmejer» (BAK; iso — ERE!).

В верхнем горном поясе 2000—2500 м над ур. моря. На лугах, по берегам ручьев, на гальке, на освобожденных от воды грунтах, на известковых грунтах и в расщелинах скал. — В. Ахур., Севан.

Кавказ (Юго-Зап. (Джавахетия) и Южн. Закавк., Талыш) Сев.-вост. Анатолия. Цв. VI—VII.

8. *A. arguricus* Bunge, 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. 11(16) : 103, id. 1869, l. c. 15(1) : 181.

Описан из Турции. Lectotypus (Podlech, 1998): «in valle Arguri in monte Ararat, 2 VI 1856, Seidlitz» (P; iso — G-Bois, MSB, P).

В среднем и верхнем горных поясах 1200—2900 м над ур. моря. В степи, на лугах, на каменистых и щебнистых склонах, в кустарниках и в редколесьях. — Шир., Лори, Апар., Севан, Ерев., Дар., Занг.

Кавказ (Вост. и Южн. Закавк.). Сев.-вост. Анатолия. Цв. VI—VII.

9. *A. kadshorensis* Bunge 1868, Mém. Acad. Sci. Pétersb. 11(16) : 103; id. 1869, l. c. 15(1) : 182. — *A. gjunaicus* Grossh. 1930, Фл. Кавк. 2 : 338. — *A. mukusiensis* Rech. f. 1952, Symb. Bot. Upsal. 11, 5 : 19.

Описан из Грузии. Lectotypus (Podlech, 1998): «Iberia caucasica prope Tiflis, Kadshory, supra ruinas Ker-ogly, 5 VI 1866, Owerin» (P; iso — G-Bois, P).

В среднем горном поясе. В лесу и в степи. — В. Ахур., Шир., Лори, Иджев. Севан.

Кавказ (Вост. и Южн. Закавк.). Вост. Анатолия.

Данный вид, характеризующийся побегами, достигающими до 17 см дл., занимает промежуточное положение между секциями *Hololeuce* Bunge и *Onobrychium*. При сравнении *A. kadshorensis* и *A. gjunaicus* (typus: «Dister Novo-Bajazet, et montibus supra pagum Satanachatsh, 7—10000′, 17 VII 1923, A. Grossheim», ERE!) мы не нашли существенных отличий, что привело нас к выводу о тождественности этих видов.

10. *A. onobrychis* L. 1753, Sp. Pl. : 760. — *A. troizkii* Grossh. 1946, Фл. СССР, 12 : 486.

Описан из Австрии («Habitat in Austria»).

В среднем горном поясе. На лугах, в степи, на сухих холмах. — Апар. (между Абовяном (Элар) и Сухим Фонтаном), Севан (Севан).

Кавказ (Предкавк., Зап. и Вост. Кавк., Даг., Зап., Юго-Зап. и Южн. Закавк.). Южн. Европа, Крым, Зап. Сибирь, Ср. Азия (Арало-Касп.). Цв. VI—VII.

Образцы из Иджеванского, Севанского (Шоржа), Ереванского и Зангезурского флористических районов, на основании которых данный вид приводится во «Флоре Армении» и во «Флоре Еревана» (как *A. troizkii*), относятся к другим видам.

11. *A. bungeanus* Boiss. 1872, Fl. Or. 2 : 436. — *A. aduncus*. auct. non Willd.: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 195. — *A. onobrychioides* auct. non Bieb.: Bunge, 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersbourg, 15(2): 183. Lectotypus (Podlech, 1998): «In Iberia Caucasica prope Tiflis, Owerin» (G-Bois.). Syntypi: «ad Constantinogorsk, Bieberstein» (G); «Somchetia, prov. Karabagh, inter Ghierus et Bazartschai, Szovits 317» (G-Bois., LE!, N, P).

В среднем и верхнем горном поясе от 1400 до 2400 м над ур. моря. В степи, на лугах, в редколесьях. На каменистых и щебнистых склонах. — Дар., Занг., Мегри.

Кавказ (Предкавказье, Вост. Кавк., Вост. и Южн. Закавк., Талыш). Цв. VI—VII.

12. *A. sevangensis* Grossh. 1926, Изв. Тифл. политех. инст. 2 : 215.

Описан из Армении. Typus: Армения, «Эриванская губ., берег оз. Гокча, близ села Еленовка, 18.VI,1917, Д. Сосновский» (LE!).

В среднем и верхнем горных поясах. На сухих склонах, в степи, в лугостепи, на каменисто-щебнистых склонах, на лесных полянах, в шибляке, 1300—2800 м над ур. моря. — Иджев., Апар., Севан., Занг. (редко).

Кавказ (Юго-Зап., Вост. и Южн. Закавк.). Цв. VI.

A. sevangensis весьма обычен в нагорно-ксерофильных группировках бассейна оз. Севан.
Бобы растений ERE 143760-63, собранных между Севаном и Разданом, совершенно лишены опушения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Сытин А. К. Ревизия кавказских астрагалов (*Astragalus* L., *Fabaceae*) секции *Onobrychium* Bunge // Новости сист. высш. раст. 1984. Т. 21. С. 101—112.

Тахтаджян А. Л. Карта районов флоры Армянской ССР // Флора Армении. Ереван, 1954. Т. 1. С. 6.

Podlech D., Sytin A. Typification of Russian and some other species of *Astragalus* I. // Sendtnera. 1996. N 3. P. 149—176.

Podlech D. Typification of *Astragalus* species II. Species mainly of the herbaria of Paris (P) and Geneva (G) // Sendthera. 1998. N 5. P. 247—263.

Институт ботаники
НАН Республики Армения
Ереван

Получено 24 IX 1998

SUMMARY

The results of a critical revision of the Armenian representatives of the section *Onobrychium* of the genus *Astragalus* are given. 12 species from this section (*A. hajastanus, A. conspicuus, A. aduncus, A. cancellatus, A. shagalensis, A. xerophylus, A. arguricus, A. kadshorensis, A. goktschaicus, A. onobrychis, A. bungeanus, A. sevangensis*) grow on the territory of the Republic.

УДК 582.734.4 (470.61) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 8

© Н. В. Миронова

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ROSA* (*ROSACEAE*) ИЗ РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

N. V. MIRONOVA. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *ROSA (ROSACEAE)* FROM ROSTOV REGION

Приведены описания 2 новых видов рода *Rosa* секции *Caninae*.

Ключевые слова: *Rosa*, систематика.

Rosa kurganica Mironova sp. nov. (sect. *Caninae* DC., subsect. *Rubiginosae* Crep., ser. *Balsamicae* Chrshan.).

Frutex mediocris, usque ad 1.5 m alt.; aculei 5—8 mm lg., aduncati, falcati vel subrecti, basi elliptici. Folia media ramorum floriferorum 6—8(9) cm lg.; rachis breve pilosa, dense glandulosa, aculeolis admixtis; stipulae 10—15 (25) mm lg., 3—5(7) mm lt., utrinque glabrae interdum supra parce pubescentes, subtus et margine glandulosae; foliola 5—7, oblongo-elliptica vel elliptica, 20—25 (40) mm lg., 10—15(20) mm lt., basi breviter cuneata, apice acutata, supra glabra, subtus nervo medio pubescentibus, interdum per laminam raro pilosa. Flores solitarii vel bini-terni; pedicelli 5—20 mm lg., glabri; sepala 20—22 mm lg., appendicibus lateralibus pinnatis, supra breviter pilosa, subtus glabra, margine glandulis solitariis obsita, post anthesin deflexa vel subpatentia, initio rubedinis hypanthiorum decidua. Discus planus vel subconoideus, 4—6 mm in diam., ore 1 mm in diam.; stigmatum capitula albilanata, sessilia. Hypanthia a globosis ad ellipsoidea, 17—23 mm lg., 13—19 mm lt., glaberrima leviaque. Fl. V—VI.

Typus: «Rossia, ditio Rostoviensis, distr. Matveevo-Kurganskiensis, in adjacentibus opp. Matveev-Kurgan, Voronova mons, 30 VI 1988, N. Mironova» (LE).

Affinitas. A proxima *R. chomutoviensi* Chrshan. et Lazeb. foliolis subtus solum nervo medio puberulo (nec glabris), rachide pubescenti abhorret, pedicellis glabris (nec glanduloso-setulosis); a proxima *R. balsamica* Bess. foliolis supra glabris, subtus nervo puberulo (nec utrinque dense pubescentibus).

Habitat in declivibus stepposis et lapidosis.

Кустарник средней величины, до 1.5 м выс.; шипы 5—8 мм дл., от почти прямых до серповидно или крючковидно изогнутых с эллиптическим основанием. Средние листья цветоносных побегов 6—8(9) см дл.; ось листа опушена короткими простыми волосками и густо покрыта железистыми волосками с примесью шипиков; прилистники 10—15(25) мм дл. и 3—5(7) мм шир., с обеих сторон голые, реже рассеянно опушенные простыми волосками, снизу и по краю с железистыми волосками; листочки в числе 5—7, от продолговато-эллиптических до эллиптических 20—25(40) мм дл. и 10—15(20) мм шир., с коротко-клиновидным основанием и заостренной верхушкой, сверху голые, снизу с простыми волосками по главной жилке и изредка по пластинке, с многочисленными железистыми волосками, по краям двояко железисто-зубчатые. Цветки одиночные или по 2—3, с прицветниками; цветоножки 5—20 мм дл., голые; чашелистики 20—22 мм дл., по краям с перистыми придатками, сверху коротковолосистые, снизу голые с единичными железками по краям, после цветения отогнуты вниз или слегка отклоненные в стороны, опадают в начале покраснения гипантиев. Диск плоский или слабоконусовидный, 4—6 мм в диам., отверстие в диске 1 мм в диам.; головка рылец белошерстистая, сидячая. Гипантии от шаровидных до эллипсоидальных, 17—23 мм дл. и 13—19 мм шир., совершенно голые и гладкие.

Тип: «Россия, Ростовская обл., Матвеево-Курганский р-н, окр. г. Матвеев-Курган, Воронова гора, 30 VI 1988, Н. Миронова» (LE).

Родство. От близкого вида *R. chomutoviensis* Chrshan. et Lazeb. отличается опушенными осью листа и средней жилкой (а не голыми листочками), цветоножками голыми (а не железисто-щетинистыми); от *R. balsamica* Bess. отличается листочками сверху голыми, снизу слабо опушенными по средней жилке (а не опушенными с обеих сторон).

Обитает на степных и каменистых склонах.

Паратипы (paratypi). Россия, Ростовская обл.: Белокалитвенский р-н, с. Раздольный, надпойменная терраса, по правому остепненному склону р. Калитва, 11 VI 1983, А. Сердюков; Миллеровский р-н, в 4 км ниже по р. Калитве от с. Криворожье, крутой остепненный склон, 16 VI 1983, он же; Куйбышевский р-н, окр. с. Криничнолугский, балка Широкая, остепненный склон, 26 VI 1994, Н. Миронова; окрестности с. Лысогорка, остепненный склон балки, 15 VI 1994, она же; Усть-Донецкий р-н, в 1 км выше по р. Северскому Донцу от с. Мостовое, надпойменная терраса, глина, 17 VI 1983, А. Сердюков; Цимлянский р-н, в 12 км к востоку от г. Цимлянск, побережье, 3 VIII 1980, он же; Матвеево-Курганский р-н, окрестности с. Петрополия, склон балки южной экспозиции, 29 VI 1988, Н. Миронова; Аксайский р-н, окрестности с. Бол. Мишкина, надпойменная терраса, 2 VI 1983, она же; Родионово-Несветайский р-н, в 5 км вверх по р. Тузлов от с. Большекрепинская, надпойменная терраса, 5 VI 1988, она же; окрестности с. Чистополье, средняя часть надпойменной террасы, 18 VI 1988, Н. Миронова; Мясниковский р-н, окрестности с. Недвиговка, Каменная балка, каменистый склон, 16 VI 1987, она же; окрестности с. Левинцовка, склон балки, 14 VI 1987, она же; напротив с. Генеральское, правый берег р. Тузлов, надпойменная терраса, остепненный склон, 12 VIII 1987, она же; в 5 км к востоку от с. Чалтырь, балка Сухой Чалтырь, остепненный склон, 25 V 1986, она же; окрестности с. Синявская, надпойменная терраса р. Донской Чулек, 17 VIII 1980, А. Сердюков.

2. Rosa tanaitica Mironova sp. nov. (sect. *Caninae* DC. subsect. *Rubiginosae* Crep. ser. *Balsamicae* Chrshan.).

Frutex mediocris, 1.5—2.0 m alt.; aculei 5—10 mm lg. curvuli ad falcatos vel aduncatos, in ramulis floriferis parvi, subfalcati, basi elliptici. Folia 7—9(11) cm lg.; rachis glandulis stipitalis, necnon aculeolis hamulatis; stipulae 10—15(20) mm lg., 3—5(7) mm lt., utrinque glabrae, margine glanduliferae; foliola 5, rarius 3 vel 7, late elliptica vel elliptica, 20—35 mm lg., 15—30 mm lt., basi rotundata vel cuneata, apice breviter acutata, supra glabra, subtus nervis glandulosis, margine dupliciter glanduloso-dentata. Flores bini-quini et ultra, in inflorescetias corymbosas, bracteati; pedicelli 5—25 mm lg., glabri; sepala 15—30 mm lg., externa appendicibus lateralibus bene evolutis, supra breviter pilosa, subtus glabra, margine glandulosa, post anthensin deorsum inclinata, ante rubedinem hypanthiorum decidua. Discus planus vel subconoideus, 4—6 mm in diam., ore 1 mm in diam.; styli sicut stigmatum capitula pilosi. Hypanthia a globosis ad ellipsoidea, 12—17 mm lg., 10—12 mm lt., glaberrima leviaque. Fl. V—VI.

Typus: «Rossia, ditio Rostoviensis, distr. Verhnedonensis, in vicinis pag. Kazanskaja, declive substepposum valliculae. 12 VII 1996, N. Mironova» (LE).

Affinitas. A proxima *R. chomutoviensi* Chrshan. et Lazeb. foliolis late ellipticis (nec anguste ellipticis), pedicellis glabris (nec glanduloso-setulosis), in florescentia corymbosa (nec floribus solitariis); a *R. caryophyllacea* Chrshan. foliolis late ellipticis (nec ellipticis), subtus (nec utrinque) glandulosis.

Habitat in declivibus stepposis et lapidosis.

Кустарник средней величины, 1.5—2.0 м выс.; шипы 5—10 мм дл., от слегка изогнутых до серповидных и крючковидных, на цветоносных ветках мелкие, серповидно изогнутые, с эллиптическим основанием. Листья 7—9(11) см дл.; ось листа покрыта железками на ножках и шипиками; прилистники 10—15(20) мм дл. и 3—5(7) мм шир., с обеих сторон голые, только по краю с железками; листочки в числе 5, реже 3—7, от широкоэллиптических до эллиптических, 20—35 мм дл. и 15—30 мм шир., при основании округлые или клиновидные с коротко заостренной верхушкой, сверху голые, снизу по жилкам с железистыми волосками, по краям двояко железисто-зубчатые. Цветки в соцветиях по 2—5 и более, с прицветниками; цветоножки 5—25 мм дл., голые; чашелистики 15—30 мм дл., внешние по краям с хорошо развитыми перистыми придатками, сверху коротковолосистые, снизу голые, по краям с железками, после цветения прижаты к плоду, опадают до покраснения гипантиев. Диск плоский или слабоконусовидный, 4—6 мм в диам., отверстие в диске 1 мм в диам.; столбики, как и головки рылец, волосистые. Гипантии от шаровидных до эллипсоидальных, 12—17 мм дл. и 10—12 мм шир., голые и гладкие. Цв. V—VI.

Тип: «Россия, Ростовская обл., Верхнедонской р-н, окрестности с. Казанская, остепненный склон балки, 12 VIII 1996, Н. Миронова» (LE).

Родство. От *R. chomutoviensis* Chrshan. et Lazeb. отличается плодами, собранными в щиток (а не одиночными), цветоножками голыми (а не железисто-щетинистыми), листочками широкоэллиптическими (а не узкоэллиптическими); от *R. caryophyllacea* Bess. отличается листочками широкоэллиптическими (а не узкоэллиптическими), железистыми снизу (а не с обеих сторон).

Обитает на степных и каменистых склонах.

Паратипы (paratypi). Россия, Ростовская обл.: Верхнедонской р-н, окрестности с. Казанская, остепненный склон надпойменной террасы, 10 VII 1996, Н. Миронова; Миллеровский р-н, левый берег р. Калитва, в 10 км ниже по течению от с. Криворожье, склон в пойменном лесу, 31 V 1983, А. Сердюков; в 15 км к северу от Кошар, лесхоз, остепненный склон балки, 18 VII 1980, Н. Миронова; Усть-Донецкий р-н, окрестности с. Усть-Донецк, остепненный склон речной террасы, 19 VI 1983, А. Сердюков; Аксайский р-н, окрестности с. Большой Лог, остепненный склон надпойменной террасы, 2 VI 1983, Н. Миронова; Куйбышевский р-н, окрестности с. Скилянский, плакорный остепненный участок, 23 VI 1989, она же; окрестности с. Лысогорка, остепненный склон надпойменной террасы, 24 VI 1984, она же; окрестности с. Куйбышево, каменистый задернованный склон, 22 VII 1993, она же; от с. Куйбышево в 10 км вниз по р. Миус, каменистый склон надпойменной террасы, 6 VI 1988, она же; Мясниковский р-н, окрестности с. Недвиговка, Каменная балка, верхняя часть остепненного склона, 16 VI 1987, она же; напротив с. Несветай, правый берег р. Тузлов, надпойменная терраса, 25 VI 1987, она же; напротив с. Карпово-Николаевка, надпойменная терраса, 6 VIII 1987, она же; напротив с. Генеральское, юго-восточный склон, 12 VI 1987, она же; окрестности с. Петровка, остепненный склон, 17 VI 1987, она же; в 10 км к югу от с. Чалтырь, балка Сухой Чалтырь, 24 V 1983, А. Фирсова.

Ростовский государственный университет
Ростов-на-Дону

Получено 29 IV 1999

УДК 582.998

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 8

© О. Ю. Уманец

НОВЫЙ ВИД РОДА *HELICHRYSUM* (*ASTERACEAE*) С ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ

O. YU. UMANETS. A NEW SPECIES OF THE GENUS *HELICHRYSUM* (*ASTERACEAE*) FROM THE BLACK SEA COAST

Описан новый вид рода *Helichrysum* серии *Arenaria* с приморских литоральных песков острова-косы Тендра (северо-западная часть Черного моря).

Ключевые слова: новый вид, *Helichrysum*.

Helichrysum tenderiense Umanets sp. nov. (ser. *Arenaria* Kirp. 1960, Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 20 : 314). — Planta perennis, 20—25 cm alt.; in parte inferiore laxior tomentosa. Caudex ramosus, lignescens. Caules adscendentes, non numerosi (ad 10), basi lignescentes, in tertia parte superiore ramosi. Folia inferiora oblanceolata, media et superiora lanceolata, crassiuscula, latitudine quintuplo longiores. Inflorescentia corymbosa, laxa. Calathidia 5—6 mm lg. et lt. Involucri phylla pallide-lutea, opaca. Ovaria et achenia glabra, levia.

Typus: «Ukraina, prov. Cherson, distr. Golaja Pristan, insula Tendra, in arenosis ad litora maris Pontici, 29 VI 1997, O. Yu. Umanets» (LE, holotypus).

Affinitas. A speciebus omnibus ser. *Arenaria* Kirp. pubescentia laxiore tomentosa necnon caulibus prope basin lignescentibus differt. A *H. arenario* (L.) Moench inflorescentia corymbosa laxiore, a *H. corymbiformi* Opperm. ex Katina foliis lanceolatis (nec anguste linearibus), a *H. arenario* subsp. *ponticum* (Velen.). Clapham inflorescentia laxiore necnon foliorum forma differt.

Habitat in arenosis litoralibus insulae Tendra.

Многолетнее беловато-войлочное растение 20—25 см выс., в нижней части более рыхло опушенное. Каудекс ветвистый, одревесневающий. Стебли восходящие, немногочисленные (до 10), у основания одревесневающие, в верхней трети разветвленные. Нижние листья обратноланцетные, средние и верхние — ланцетные, толстоватые, в 5 раз длиннее своей ширины. Соцветие щитковидное, рыхлое. Корзинки 5—6 мм дл. и шир. Листочки обертки бледно-желтые, матовые. Завязи и семянки голые, гладкие.

Тип: «Украина, Херсонская обл., Голопристанский р-н, о-в Тендра, песчаная литораль по берегу Черного моря. 29 VI 1997, О. Ю. Уманец» (LE, голотип).

Родство. От всех видов ряда *Arenaria* Kirp. отличается более рыхловойлочным опушением и одревеснением оснований стеблей. От *H. arenarium* (L.) Moench отличается более рыхлым щитковидным соцветием, от *H. corymbiforme* Opperm. ex Katina — ланцетными (а не узколинейными) листьями, от *H. arenarium* subsp. *ponticum* (Velen.) Clapham — рыхлым соцветием и формой листьев.

Обитает на песчаных литоралях острова Тендра.

При описании *Helichrysum corymbiforme* Opperm. ex Katina (1952, Укр. бот. журн. 9, 3 : 87) в качестве диагностических признаков этого вида, распространенного по прибрежным пескам черноморского и азовского побережий и по пескам нижнего течения Днепра, авторы указали признаки всех цитированных ими образцов, в том числе и образца, собранного на острове Тендра (Тендровская коса, Давидич, Левина), что привело к неточности его диагноза, объединяющего признаки двух близких видов. Одному из них, более широко распространенному, принадлежит название *H. corymbiforme* (его тип: Херсонская обл., Голопристанский р-н, Соленоозерная дача на берегу Ягорлыцкого залива, 27 VI 1951, Ф. Гринь, KW). Другой вид, пока известный только на о-ве Тендра, отличающийся от *H. corymbiforme* s. str. восходящими, более низкими и довольно более высоко одревесневающими у основания стеблями, мы описываем в качестве нового вида *Helichrysum tenderiense*. Характерным признаком обоих видов является рыхлощитковидное соцветие.

Исследования поддержаны фондом WWF, Prince Bernard Scholarship (грант № 970533/01).

Черноморский биосферный заповедник
г. Голая Пристань, Украина

Получено 14 XII 1999

УДК 581.9 (575.2) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 8

© Г. А. Лазьков, Н. В. Кенжебаева

НОВЫЕ ТАКСОНЫ И ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В КИРГИЗИИ

G. A. LAZKOV, N. V. KENZHEBAEVA. NEW TAXA AND FLORISTIC RECORDS IN KIRGHIZ REPUBLIC

Приведены описания 2 новых видов (*Phlomoides ajdarovae*, *Rindera alaica*) и одной новой разновидности (*Acanthophyllum coloratum* var. *eglandulosum*), а также сведения о местонахождении 3 родов и 14 видов, новых для флоры Киргизии или отдельных регионов Средней Азии.

Ключевые слова: новый вид, новая находка, Киргизия.

В «Определителе растений Средней Азии» (1964—1993) — последней критической сводке по флоре данного региона, материалы, хранящиеся в гербарии Биолого-почвенного института НАН Киргизии (FRU), были отражены недостаточно полно. В результате просмотра старых коллекций и вновь собранного материала по различным семействам нами были выявлены некоторые новые и не указывавшиеся ранее для Киргизии и отдельных регионов Средней Азии таксоны. Некоторые новинки были определены при изучении новых сборов Н. В. Кенжебаевой с хребта Кунгей Ала-Тоо и Б. А. Султановой с хребта Терскей Ала-Тоо. В «Определителе...» в большинстве случаев распространение видов указано по хребтам или более крупным регионам, таким, например, как «Западный Тянь-Шань», поэтому установить, приводился ли вид конкретно для Киргизии, в ряде случаев достаточно сложно. В данной работе новыми для Киргизии считаются виды, которые в «Определителе...» приводятся с хребтов, расположенных вне ее границ, или с пограничных хребтов, и при этом отсутствуют во «Флоре Киргизской ССР» и ее дополнениях, а также в более поздней флористической литературе.

Все цитированные в работе образцы переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Дубликаты хранятся в гербарии Биолого-почвенного института НАН Киргизии (FRU).

Kudrjaschevia jacubii (Lipsky) Pojark. Данный вид (и род) не приводился не только для территории Киргизии, но и для Тянь-Шаня в целом (Цукерваник, 1987). Нами обнаружены следующие гербарные образцы, собранные на территории Киргизии: «Ошская обл., Алабукинский р-н, северный склон Чаткальского хр., уроч. Каныш-Кия, в верховьях р. Каныш-Кия, 14 VIII 1961, Убукеева», «Хр. Пскемский, ущ. вдоль р. Кара-Корум (правый приток р. Чаткал), по саю (северный склон, по оползням), 26 VII 1965, Судницына, Горбунова».

Kaufmannia semenowii (Herd.) Regel. Найден в Киргизии: «Южный склон хр. Кунгей Ала-Тоо, бассейн р. Чон-Ак-Суу, зона елового леса, 30 V 1999, Н. В. Кенжебаева». Вид был описан с перевала Шаты (Саты) хребта Кунгей Ала-Тоо (Ковалевская, 1986), но, по-видимому, с территории Казахстана, так как отсутствует во «Флоре Киргизской ССР» (Убукеева, 1959).

Phlomoides ajdarovae Lazkov sp. nov. — Planta perennis. Collum pubescens. Radix tuberibus fusiformibus incrassatis praedita. Caules 35—60 cm alt., erecti, simplici vel raro vix ramosi, pilis longioribus, multicellularibus (sub internodiis dense) obsiti. Folia viridia, pilis longioribus, multicellularibus, subtus stellatis admixtis plus minusve obsita; inferiora 5—6 cm lg., 2—3 cm lt., lanceolata ad subelliptica, apice obtusa, basi cuneata, margine inaequidentata vel crenato-dentata, petiolata, petiolis 4—6 cm lg.; superiora 2—5 cm lg., 0.5—2.0 cm lt., late lanceolata, subsessilia, apice obtusa vel vix acuta, basi late cuneata, inaequidentata. Verticillastres 8—10-flori, inferiores remoti, superiores in inflorescentiam 6—15 cm lg., elongatam, plus minusve compactam conferti. Bracteae 5—7 mm lg., subulatae, pilis patentibus, multicellularibus tectae. Calyx 14—16 mm lg., 5—6 mm lt., tubuloso-campanulatus, pilis longis multicellularibus, arachnoideis et glandulosis dense tecta, dentibus trapezoideis, apice in cuspidem 1.0—1.5 mm lg., subulatam, abrupte transeuntia. Corolla cremea vel albida, 28—30 mm lg., extus pilis longis multicellularibus, stellatis et glandulosis obsita; tubo 17 mm lg.; labio superiore 12 mm lg., falcato; labio inferiore 13 mm lg., flabellato, trilobato, lobo centrale late elliptico, lobis lateralibus late obovatis. Stamina superne pilis longis eglandulosis, inferne pilis brevibus glandulosis tecta. Stamina inferiora appendicibus fimbriatis. Ovarium apice pilosum.

Typus: «Kirghiz SSR, Prov. Osch, distr. Lajlak, declivum boreale jugi Turkestanici, in loco Tue-dzhajloo, praemontium, 14 V 1962, Ajdarova, Ubukeeva» (LE, isotypi — FRU, MW).

Affinitas. A *P. kirghisorum* Adyl., R. Kam. et Machmedov (=*Eremostachys ferganensis* Ubuk.) foliis integris differt.

Species haec in memoriam botanici kirghizici Rapiae A. Ajdarovae denominata est.

Многолетнее растение. Корневая шейка опушенная. Корни с утолщенными веретеновидными клубнями. Стебли 35—60 см выс., прямые, простые или слегка ветвистые, покрыты длинными многоклеточными волосками (гуще под междоузлиями). Листья более или менее покрыты длинными многоклеточными, снизу с примесью звездчатых, волосками; нижние — 5—6 см дл., 2—3 см шир., ланцетные до эллиптических, на верхушке тупые, в основании клиновидные, по краю неравнозубчатые или городчато-зубчатые, черешковые, с черешком 4—6 см дл.; верхние — 2—5 см дл., 0.5—2.0 см шир., широколанцетные, почти сидячие, на верхушке тупые или слегка заостренные, в основании ширококлиновидные, неравнозубчатые. Мутовки 8—10-цветковые, нижние расставленные, верхние собраны в более или менее компактное продолговатое соцветие 6—15 см дл. Прицветники 5—7 мм дл., шиловидные, покрытые отклоненными многоклеточными волосками. Чашечка 14—16 мм дл., 5—6 мм шир., трубчато-колокольчатая, густо покрыта длинными многоклеточными паутинистыми и железистыми волосками, с зубцами трапециевидными, на верхушке внезапно переходящими в шиловидное острие 1.0—1.5 мм дл. Венчик кремовый или беловатый, 28—30 мм дл., снаружи покрыт длинными многоклеточными, звездчатыми и железистыми волосками; трубка 17 мм дл.; верхняя губа 12 мм дл., серповидная с бороздкой волосков; нижняя губа 13 мм дл., трехлопастная, вееровидная с широко-эллиптической центральной и широко-обратнояйцевидными боковыми лопастями. Тычинки покрыты сверху длинными нежелезистыми, снизу короткими железистыми волосками. Нижние тычинки с бахромчатыми придатками. Пестик с двураздельным неравнолопастным рыльцем. Завязь на верхушке волосистая.

Тип: «Кирг. ССР, Ошская обл., Ляйлякский р-н, Туркестанский хребет (северный склон), урочище Туе-джайлоо, предгорья, 14 V 1962, Айдарова, Убукеева» (LE, изотипы — FRU, MW).

Родство. От *P. kirghisorum* Adyl., R. Kam. et Machmedov (=*Eremostachys ferganensis* Ubuk.) отличается цельными листьями.

Вид назван в память киргизского ботаника Айдаровой Рапии Айдаровны, внесшей значительный вклад в создание гербарной коллекции Биолого-почвенного института НАН Киргизии (FRU).

Паратипы. Кирг. ССР, Ошская обл., Ляйлякский р-н, Туркестанский хребет, северный склон, к северу от с. Тогуз-Булак, юго-западный глинисто-щебнистый склон предгорий, полынно-эфемеровая полупустыня, 10 V 1964, Айдарова, Горбунова (FRU); там же, Баткенский р-н, урочище Корозо около с. Рават, склон северный каменистый, 9 V 1962, Айдарова, Убукеева (FRU, LE); там же, северо-восточнее г. Сулюкта, восточный склон, 16 V 1958, Убукеева, Филатова (FRU); там же, высокие предгорья к западу от с. Рават, склон юго-западный, красновато-суглинистый, 11 VI 1969, Горбунова (FRU).

Данный вид был обнаружен при просмотре материала по роду *Phlomoides* Moench с Туркестанского хребта, его образцы ранее определялись в гербарии как *P. pulchra* (M. Pop.) Adyl., R. Kam. et Machmedov и *P. eriocalyx* (Regel) Adyl., R. Kam. et

Machmedov. От *P. pulchra* новый вид резко отличается значительно меньшей величиной цветка. Несколько более близок он к *P. eriocalyx,* но обладает упрощенным соцветием и венчиком без пятен на нижней губе. По-видимому, наиболее близким родством данный вид связан с *P. kirghisorum* Adyl., R. Kam. et Machmedov (=*Eremostachys ferganensis* Ubuk.), но в отличие от последнего имеет цельные, а не лопастные листья и, возможно, более бледные цветки.

Rindera alaica Lazkov sp. nov. — Planta perennis. Caudex breviter pauciramosus, residuis foliorum tectus. Caules 40—45 cm lg., pauci, erecti, basi glabri, supra pilis setulosis patentibus et subpatentibus tecti. Folia breviter et dense pubescentia pilis subappressis; inferiora 4—5 cm lg., 1—3 cm lt., ovata vel anguste-ovata, integra, apice acuta, basi subcordata vel cordata, petiolata, petiolis 8—12 cm lg.; superiora 2—3 cm lg., 0.3—0.5 cm lt., lanceolata, subsessilia, apice acuta, basi cuneata. Inflorescentia racemifera, ex cincinnis terminalibus et lateralibus composita. Calyx 5—7 mm lg., pilis brevibus, subpatentibus dense tectus, lobis 4—6 mm lg., lineari-lanceolatis. Corolla roseola, 9—11 mm lg.; lobis ovatis 4—5 mm lg., suberectis; tubo 4—6 mm lg. Fornices fauciales triangulares. Staminum filamenta in fauce inter fornices inserta, antheris breviora. Antherae 2.0—2.5 mm lg., oblongae, basi sagittatae, apice bifidae. Stylus 11—13 mm lg., longe exsertus. Nuculae ignotae.

Typus: «Kirghiz SSR, Prov. Osch, distr. Alaj, Alaj vallis, ripa dextra Kok-su fluminis, in vicinitate pagi Czak „Czon-Alaj" sovchoz, declivum orientale lapidoso-rubro-argillaceum, in denudationibus, 8 VII 1964, Ajdarova, Gorbunova» (LE, isotypi — FRU, MW).

Affinitas. A *R. oschensi* M. Pop. floribus minoribus, pubescentia setulosa et lobis corollae latioribus differt.

Многолетнее растение. Каудекс коротко немноговетвистый, покрытый остатками листьев. Стебли 40—45 см выс., немногочисленные, прямостоячие, в соцветии ветвистые, снизу голые, сверху опушенные щетинистыми, оттопыренными или полуоттопыренными волосками. Листья густо коротко опушенные прижатыми волосками; нижние — с пластинкой 4—5 см дл., 1—3 см шир., яйцевидные или узкояйцевидные, цельные, на верхушке заостренные, в основании почти сердцевидные или сердцевидные, черешковые, с черешком 8—12 см дл.; верхние — 2—3 см дл., 0.3—0.5 см шир., ланцетные, почти сидячие, на верхушке заостренные, в основании клиновидные. Соцветие кистевидное, состоит из верхушечных и боковых завитков. Чашечка 5—7 мм дл., густо покрыта щетинистыми полуоттопыренными волосками; ее доли 4—6 мм дл., линейно-ланцетные. Венчик розоватый, 9—11 мм дл.; с лопастями яйцевидными, 4—5 мм дл., почти прямостоячими; трубка 4—6 мм дл. Сводики треугольные, расположены у зева. Нити тычинок прикреплены у зева между сводиками, короче пыльников. Пыльники 3—4 мм дл., продолговатые, при основании стреловидные, на верхушке двухраздельные. Столбик 11—13 мм дл., далеко выставляющийся. Плоды неизвестны.

Тип: «Кирг. ССР, Ошская обл., Алайский р-н, Алайская долина, река Кок-Су, правый берег, окрестности с. Чак, совхоз „Чон-Алай", восточный каменистый красноглинистый склон, по обнажению, 8 VII 1964, Айдарова, Горбунова» (LE, изотипы — FRU, MW).

Родство. От *R. oschensis* M. Pop. отличается цветками меньшего размера, щетинистым опушением и более широкими долями венчика.

Вид обнаружен при просмотре материалов по роду *Rindera* из Алайской долины. Ранее определялся в гербарии как *R. oschensis* M. Pop.

Echinops pubisquameus Iljin. Приводится для Киргизии по следующим материалам: «Отроги северного макросклона Таласского хр., бассейн р. Кара-Бура (в 40 км южнее с. Кировского), склон северо-западной экспозиции, мелкощебнисто-суглинистый, венчик голубой, 26 VII 1973, Н. Горбунова». Без сомнения, флористическая новинка, так как ранее был известен только с хр. Каратау (Ли, 1993). От всех видов, встречающихся в Киргизии, легко отличается густо опушенными снаружи обертками.

Acantholepis orientalis Less. Имеется следующий образец из Киргизии, переопределенный Н. В. Горбуновой в 1990 г. (в гербарии): «Ошская обл., Фрунзенский р-н, Катран-тоо, урочище Ак-кен, 20 V 1979». Представитель широко распространенного монотипного рода, не приводимого ранее для Киргизии. Вид ошибочно определяется в гербарии как *Echinops nanus* Bunge.

Dracocephalum spinulosum M. Pop. et Vved. В «Определителе...» (Адылов, Саркисова, 1987) вид указан для Пскемского и Чаткальского хребтов, (по-видимому, только с казахской и узбекской территорий этих хребтов), во «Флоре Киргизской ССР» (Никитина, 1960) отсутствует. Определен следующий образец из Киргизии: «Сандалашский хр., ур. Бактал, 3 VIII 1967, Горбунова».

Convolvulus tschimganicus M. Pop et Vved. В «Определителе...» (Виноградова, 1986) вид указан для Чаткальского хр., но только для района Чимгана (Узбекистан). Имеются следующие образцы из Киргизии: хребет Пскемский, ущелье вдоль р. Кара-Корум (правый приток р. Чаткал), восточный склон, 26 VII 1965, Судницына, Горбунова; там же, по дороге к с. Ак-Таш от реки, 2 км на запад (за перевалом), склон юго-восточной экспозиции 17 VI 1980, Н. Горбунова; Чаткальская долина, близ слияния рек Чаткал и Терс, у с. Ак-Таш, 17 VI 1996, М. Пименов, Е. Клюйков, Г. Лазьков, Ж. Омуралиева. В гербарии данный вид ошибочно определялся как *C. subhirsutus* Regel et Schmalh. или *C. pilosellifolius* Desv. От последнего *C. tschimganicus* отличается полуприжатым опушением верхней части растения и внезапно оттянутыми в остроконечие чашелистиками.

Veronica chamaedrys L. Ближайшие к Киргизии местонахождения были известны из Казахстана (Заилийский Алатау) (Филимонова, 1987). Найден в Киргизии: «хр. Терскей Ала-Тоо, ущ. Джеты-Огуз, в тени елового леса, 24 VII 1999, Б. Султанова».

Campanula rapunculoides L. Был известен из сопредельных районов Казахстана (Ли, 1987). Найден в Киргизии: «хр. Терскей Ала-Тоо, ущ. Джеты-Огуз, в тени елового леса, 24 VII 1999, Б. Султанова».

Два последних вида относятся к растениям с обширными, более северными ареалами и в Киргизии находятся на пределе своего распространения.

Silene eviscosa Bondar. et Vved. Новый вид для Памиро-Алая: «Алайский хр., долина р. Лайсу (приток р. Тар), 1850 м над ур. м., 40°31′ с. ш., 73°37′ в. д., 25 VIII 1998, Лазьков».

Находки за Ферганским хребтом 5 следующих видов, имеющих преимущественно западнотяньшанские или западнотяньшанско-памироалайские ареалы, подтверждают мнение Р. В. Камелина (1990) о принадлежности ряда территорий, расположенных восточнее данного хребта, к Афгано-Туркестанской (=Горносреднеазиатской) флористической провинции.

Acanthophyllum coloratum Schischk. var. eglandulosum Lazkov var. nov. — A varietate typica calycibus eglandulosis differt.

Typus: «Jugum Ferganense, declivum generale boreali-orientale, montes inter pagum Kosch-djube et trajectem Schordebel, denudationes gypsaceae, alt. 2400 m s. m., 6 VIII 1995, G. Lazkov, D. Milko» (LE).

От типовой разновидности отличается нежелезистой чашечкой.

Тип: «Ферганский хр., северо-восточный макросклон, горы между пос. Кош-дюбе и перевалом Шордебель, пестроцветы, высота 2400 м над ур. м., 6 VIII 1995, Г. Лазьков, Д. Милько» (LE).

Изотипы данной разновидности будут изданы в качестве эксикатов «Гербария флоры России и сопредельных государств».

Новая находка для Тянь-Шаня. Ранее считался узколокальным эндемиком Алайского хребта. Наши растения отличаются от типичных нежелезистой чашечкой, что позволяет выделить особую разновидность. Близкий вид *A. seravschanicum* Golenk. обладает сходной изменчивостью опушения чашечки.

Lophanthus subnivalis Lipsky. Для Тянь-Шаня ранее не отмечался, был известен с Алайского хребта. Имеется следующий образец: «Ак-Талинский р-н, левая сторона р. Арпа, водораздел р. Шилби-Сай и Адыбай, 6 VIII 1987, Айдарова, Кашкараева».

Silene sussamyrica Lazkov. Считался эндемиком южного склона Сусамырского хребта. В настоящее время известен также по южным макросклонам ряда хребтов во Внутреннем Тянь-Шане. Приводимые находки значительно расширяют ареал вида: хр. Молдо-тоо, южный макросклон, р. Каракоин, скалы, h 1600 м над ур. м., 11 VIII 1995, М. Пименов, Е. Клюйков, Г. Лазьков, Ж. Омуралиева; там же, р. Чеманды, h 2200 м над ур. м., 12 VIII 1995, те же; хр. Кок-Ирим-тоо, южный макросклон, ущелье Кокча, скалы, 10 VIII 1995, те же.

Pilostemon karateginii (Lipsky) Iljin. «Передовые отроги хр. Джаман-тоо, надпойменная терраса р. Алабуга, 1700 м над ур. м., 41°18′ с. ш., 74°39′ в. д., 29 VIII 1998, Лазьков». Первая находка во Внутреннем Тянь-Шане.

Arenaria paulsenii H. Winkl. «Тогуз-тороузский р-н, южный склон Ак-шийрак-тоо, ур. Сарыжигач, восточный щебнистый склон, 2 VII 1957, Айдарова, Убукеева; там же, хр. Ак-Тепе, северо-западный склон, субальпийский пояс, 3 VIII 1957, те же; хр. Молдо-тоо, южный макросклон, перевал Каракоо, 13 VIII 1995, М. Пименов, Е. Клюйков, Г. Лазьков, Ж. Омуралиева» и др. Для Внутреннего Тянь-Шаня ранее не приводился.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адылов Т. А., Махмедов А. М. Род *Phlomoides* Moench — Фломоидес // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 82—107.

Адылов Т. А., Саркисова С. А. Род *Dracocephalum* L. — Змееголовник // Там же. 1987. Т. 9. С. 59—68.

Виноградова Р. М. *Convolvulaceae* — Вьюнковые // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1986. Т. 8. С. 61—70.

Камелин Р. В. Флора Сырдарьинского Каратау. Ленинград, 1990. 145 с.

Ковалевская С. С. Сем. *Primulaceae* — Первоцветные // Там же. 1986. Т. 8. С. 8—30.

Ли А. Д. Род *Echinops* — Мордовник // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1993. Т. 10. С. 228—240.

Никитина Е. В. Род *Dracocephalum* L. — Змееголовник // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1960. Т. 9. С. 56—71.

Определитель растений Средней Азии. Т. 1—10. Ташкент, 1964—1993.

Убукеева А. У. Семейство Первоцветные — *Primulaceae* Vent. // Флора Киргизской ССР. Т. 8. Фрунзе, 1959. С. 122—144.

Филимонова З. Н. Род *Veronica* L. — Вероника // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 223—245.

Цукерваник Т. И. Род *Kudrjaschevia* Pojark. — Кудряшевия // Там же. 1987. Т. 9. С. 68—72.

Биолого-почвенный институт
НАН Республики Киргизии
Бишкек

Получено 17 XI 1999

SUMMARY

Descriptions of a new taxa — *Phlomoides ajdarovae* Lazkov, *Rindera alaica* Laskov, *Acanthophyllum coloratum* Schischk. var. *eglandulosum* Lazkov, and data on 3 genera and 14 species newly recorded for Kirghiz Republic and for various regions of Middle Asia are presented.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.43)

© Т. И. Плаксина

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ СЫРТОВОГО ЗАВОЛЖЬЯ (САМАРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

T. I. PLAKSINA. NEW AND RARE VASCULAR PLANT SPECIES GROWING ON THE LEFT BANK OF THE VOLGA SYRT (SAMARA DISTRICT)

Приведены сведения о 5 новых видах для Самарской обл. и о новых местонахождениях 4 редких степных видов, находящихся на северной границе своего ареала.

Ключевые слова: флора, Заволжье, новые находки.

В период летних экспедиций 1997 и 1998 гг. по Сыртовому Заволжью Самарской обл. (Пестравский и Большечерниговский районы) в пограничной зоне с Саратовской обл. (Ивантеевский, Перелюбский районы) были исследованы участки сохранившейся целинной степи. Эти территории либо вовсе не тронуты человеком, либо незначительно используются под выпас скота или сенокошение. Сделано несколько интересных находок.

Новые виды растений для Самарской обл.

Ranunculus meyerianus Rupr. Собран по склонам балки на луговой степи в Пестравском р-не Самарской обл., в 10 км к западу от с. Пестравки в урочище Любимое и на лугово-степных обочинах дороги в урочище Лебяжье (верховье речки Мокрая Овсянка). Популяции небольшие, но жизнеспособные.

Ближайшие местонахождения вида находятся в Пугачёвском р-не Саратовской обл. (Тереножкин, LE) и в Оренбургской обл. (Бузулукский бор, 1968, Т. Тезикова, А. Терехов, гербарий Самарского областного музея краеведения). Вид указан для Волгоградской обл. (Маевский, 1964). Основная же часть ареала вида расположена южнее: Кавказ, Крым, Ср.-Днепр., Причерн., Нижн.-Волж. и частично уходит в Среднюю Азию (Овчинников, 1937).

Malabaila graveolens (Spreng.) Hoffm. Растет в сухих разнотравно-полынных и разнотравно-полынно-ковыльных степях на плакоре водоразделов Сырта. Вид встречается в Пестравском р-не (ур. Мартыниха, Мамурин дол, ур. Любимое, ур. Лебяжье, 1997, 1998, Н. Кошелева, О. Щукина, Т. Плаксина), в Большечерниговском р-не (ур. Нижние Грызлы, балка Кладовая, 1987, В. Головин, Т. Плаксина; Каменный овраг, овраг Потайной, степи в окрестности с. Сёстры, 1997, 1998, О. Лёгоньких, Л. Гарбут, Т. Плаксина — гербарий Самарского государственного университета (далее — СГУ)). Вид отмечен также в соседних районах (Ивантеевский, Перелюбский, 1997, 1998, Т. Плаксина) Саратовской обл.

Более ранние сборы этого вида были сделаны в Саратовской обл.: Пугачёвский р-н, 1928, Тереножкин (LE); Хвалынский уезд, Голицын (MW).

Salvia aethiopis L. Собран в июне 1998 г. в окрестностях с. Сёстры Большечерниговского р-на. Растет в степи по обочинам дорог, под пологом редких лесополос и в разнотравно-ковыльных степях. Везде редко.

Ближайшие местонахождения — в Оренбургском р-не Оренбургской обл. (Рябинина, 1998) и в Саратовской обл. (Маевский, 1964). Во «Флоре СССР» (Победимова,

1954) и «Флоре европейской части СССР» (Победимова, 1978) для Заволжья не приводится.

Galatella tatarica (Less.) Novopokr. ((*Linosyris tatarica* (Less.) C. A. Mey.). Растет на сухих нераспаханных холмах в составе разнотравно-типчаково-ковыльных степей. Найден в Пестравском р-не (ур. Лебяжье, 1997, Т. Плаксина, гербарий СГУ) и в Большечерниговском р-не (к югу от с. Нов. Камелик, 1997, Т. Плаксина, гербарий СГУ) в пограничной зоне с Перелюбским р-ном Саратовской обл. Большие популяции вида были обнаружены в ур. Грызлы Самарской обл. и на прилегающей к ним заповедной территории «Таловская степь» Оренбургской обл. (июль 1999, Т. Плаксина, гербарий СГУ).

Этот степной вид, довольно редкий для южных степных территорий, произрастает в Саратовской, Волгоградской областях (Флора Юго-Востока..., 1936; Маевский, 1964; Конспект..., 1983), а также отмечен в Оренбургской обл. (Рябинина, 1998).

Serratula erucifolia (L.) Boriss. (*S. xeranthemoides* Bieb.) Впервые найден на степных холмах Сырта Самарской обл. в Большечерниговском р-не в ур. Грызлы, расположенном в 5 км на юго-восток от с. Кошкин (В. Головин, Т. Плаксина, 1987, LE, гербарий СГУ). Через 10 лет вид был обнаружен в составе разнотравно-ковыльной степи с элементами галофитизации в ур. Мартыниха на землях совхоза Майский Пестравского р-на (Т. Плаксина, И. Бондарев, Л. Гарбут, 1997, гербарий СГУ), а также в ур. Лебяжьем (Самарская обл., Пестравский р-н) на темно-каштановых почвах в составе разнотравно-ковыльной степи — на границе с Ивантеевским р-ном Саратовской обл. (О. Лёгоньких, Т. Плаксина, 1997, гербарий СГУ).

Ближайшее местонахождение вида указано для Саратовской (далеко от границ Самарской обл.; Конспект..., 1983), Оренбургской (Рябинина, 1998) и Западноказахстанской (в прошлом Уральской) (Иванов, 1966) областей.

Новые местонахождения редких видов степной зоны

Allium delicatulum Siev. ex Schult. et Schult. fil. Степной вид, в литературе не указан для Самарской обл. Но в начале века он был собран священником Августовского прихода Д. Софинским (1903, МНА) в луговых степях в 5 км к востоку от с. Сёстры Большечерниговского р-на. В настоящее время сборы вида сделаны в разнотравно-типчаково-ковыльных степях в Большечерниговском р-не: балка Кладовая (1982, Т. Плаксина, гербарий Самарского государственного университета), Бирючий дол (1997, Т. Плаксина, Л. Гарбут, гербарий СГУ), овраг Потайной (1998, О. Лёгоньких, Т. Плаксина, гербарий СГУ); в Пестравском р-не: ур. Лебяжье (1997, О. Лёгоньких, Т. Плаксина, гербарий СГУ).

Ближайшее местонахождение вида находится в Пугачёвском р-не (Д. Янишевский, 1928, LE; Конспект..., 1983), а также в степях Западноказахстанской (Иванов, 1989) и Оренбургской (Рябинина, 1998) областей.

Lepidium coronopifolium Fisch. ex Ledeb. Произрастает в луговых степях на солонцеватых почвах, известен из немногих мест Самарской обл.: «Луга по р. Торшилке, 1904, Д. Софинский, МНА», галофитные разнотравно-полынно-ковыльные степи в ур. Грызлы (1982, Т. Плаксина), окрестности совхоза Восток (1982, Т. Плаксина), ур. Мартыниха — земли совхоза Майский Пестравского р-на (1997, Т. Плаксина, И. Бондарев, Л. Гарбут) (гербарий СГУ).

Ближайшее местонахождение вида отмечено в Пугачёвском р-не Саратовской обл. (Конспект..., 1977), в Западноказахстанской (Иванов, 1974) и Оренбургской (Рябинина, 1998) областях.

Eriosynaphe longifolia (Fisch. ex Spreng.) DC. Занесен в «Красную книгу РСФСР» (1988) и «Красную книгу Саратовской области» (1996). До недавнего времени сведений о произрастании вида на территории Самарской обл. не имелось. Известно было только о том, что Д. Софинский находил это растение в начале века (1903 и 1904 гг.) в степях по речке Торшилке (к юго-западу от с. Мал. Черниговка), близ р. Бол. Глушица (МНА), у д. Утекаево (LE) Большечерниговского р-на. И только спустя 100 лет вид был найден сначала в ур. Грызлы («ковыльные степи с участком полынно-камфоросмовой ассоциации, Т. Плаксина», гербарий СГУ), а затем в 1997 и 1998 гг. он был прослежен по всей южной границе Самарской обл. на участках степей в Пестравском р-не (урочища Лебяжье, Широкое, Любимое, Мамурин дол, Т. Плаксина, гербарий СГУ) и в Большечерниговском р-не (Каменный овраг, овраг Потайной, Бирючий дол., ур. Петровский, О. Лёгоньких, Т. Плаксина, Л. Гарбут, гербарий СГУ). Везде произрастает небольшими популяциями, хорошо цветет и плодоносит.

Centaurea talievii Kleop. Вид занесен в «Красную книгу СССР» (1984), «Красную книгу РСФСР» (1988), отмечен в региональных изданиях (Конспект..., 1983; Красная книга Саратовской области, 1996; Плаксина, 1998).

Вид обитает в разнотравно-ковыльных степях, расположенных на древнем рельефе Сырта (юрские, меловые отложения, закрытые чехлом маломощных черноземов или каштановых почв; Почвы..., 1985), нигде не образует значительных популяций. Новые местонахождения отмечены по маршруту нашего исследования: Самарская обл.: юг Пестравского р-на (ур. Лебяжье), юг Большечерниговского р-на (Каменный овраг, Потайной овраг, Бирючий дол, ур. Петровский, речка Торшилка, ур. Грызлы); Саратовская обл.: Ивантеевский р-н в пограничной зоне с ур. Лебяжье (верховье р. Мокрая Овсянка), Перелюбский р-н, где ур. Грызлы граничит со степными просторами Саратовской земли; Оренбургская обл., Первомайский р-н, заповедная территория «Таловская степь» (западный участок в 1 км от ур. Грызлы) — новое местонахождение вида (1 июля 1999 г., Т. Плаксина, Ю. Климентенко, М. Курдюков, гербарий СГУ), которое впервые отмечается для области. В современной сводке по флоре Оренбургской обл. оно не значится (Рябинина, 1998).

Наши исследования показывают, что северная граница ареала вида в Заволжье проходит по южной части бассейна р. Бол. Иргиза (Сыртовое Заволжье) и выше среднего течения степной речки Торшилки не поднимается.

Из биологических особенностей вида хочется отметить тот факт, что многолетние особи развивают по 4—5 генеративных побегов. Это явление не отражено в литературе.

Все указанные виды растений охраняются на заповедных территориях Самарской, Саратовской и Оренбургской областей (Зеленая..., 1995; Красная книга Саратовской области, 1996; Рябинина, 1995, 1998). Гербарные образцы хранятся в Самарском государственном университете, некоторые дублеты переданы в LE.

Мы благодарим Конкурсный центр фундаментального естествознания при Санкт-Петербургском государственном университете за финансовую поддержку наших исследований природы в Заволжье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеленая книга Поволжья: Охраняемые природные территории Самарской области. Самара. 995. 352 с.

Иванов В. В. Сложноцветные Северного Прикаспия // Материалы по флоре и растительости Северного Прикаспия. Л., 1966. Вып. 2. Ч. 3. С. 1—142.

Иванов В. В. Крестоцветные Северного Прикаспия // Материалы по флоре и растительноси Северного Прикаспия. Л., 1974. Вып. 7. С. 30—109.

Иванов В. В. Определитель растений Северного Прикаспия: Маревые, Лилейные. Л., 1989. 6 с.

Конспект флоры Саратовской области. Саратов, 1977. Ч. 1. 78 с.; 1983. Ч. 4. 65 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные. Саратов, 996. 264 с.

Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и астений. М., 1984. 480 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. 880 с.

Овчинников П. Н. Ranunculaceae // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 447—448.

Плаксина Т. И. Редкие, исчезающие растения Самарской области. Самара, 1998. 272 с.

Победимова А. С. Salvia // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 318—322.

Победимова А. С. Salvia // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 177—178.

Почвы Куйбышевской области. Куйбышев, 1985. 392 с.

Рябинина З. Н. Редкие виды растений и их охрана // Материалы для Красной книги Оренбургской области. Екатеринбург, 1995. 105 с.

Рябинина З. Н. Конспект флоры Оренбургской области. Екатеринбург, 1998. 164 с.

Флора юго-востока европейской части СССР. Л., 1936. Вып. 6. С. 316—317.

Самарский государственный университет

Получено 11 V 1999

SUMMARY

Five new species of plants for Samara region and new locations of 4 rare steppe species are registered in the steppe flora of the left bank of the Volga Syrt. The northern boundaries of their natural habitats are disposed in the South of Samara region.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.75 : 58.006 (470.1)

© В. Г. Сергиенко

НУЖДАЮЩИЕСЯ В ОХРАНЕ БОТАНИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ СЕВЕРА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

V. G. SERGIENKO. ENDANGERED BOTANICAL OBJECTS IN THE NORTHERN PART OF EASTERN EUROPE

Приведены сведения о состоянии охраны природных территорий Архангельской обл. Предложен ряд уникальных ботанических объектов с комплексами видов для региональной охраны. Дана их краткая ботанико-географическая характеристика. Описаны задачи охраны редких растительных сообществ и растений. Указаны районы концентрации редких видов.

Ключевые слова: охрана природы, охраняемые природные территории, охраняемые ботанические объекты, комплексы видов, редкие растения.

Сеть охраняемых природных территорий (ОПТ) в Архангельской обл. по сравнению с таковыми республик Карелия и Коми, а также Вологодской и Мурманской областей развита как по количеству, так и по площади еще недостаточно и нуждается в дальнейшем формировании (Особо охраняемые..., 1992, 1993, 1995; Кадастр..., 1993, 1995; Ермолин, 1996; Таскаев и др., 1996; Сергиенко, 1999). В целях сохранения растительного мира необходимо расширение сети ОПТ с учетом полного охвата всего разнообразия зональных типов растительности с выделением участков с эталонными и редкими растительными сообществами, а также специализированных мест обитания эндемичных и реликтовых видов растений, подлежащих республиканской или региональной охране на всей территории области.

К объектам природно-заповедного фонда Архангельской обл. относятся заповедники (государственные природные — Пинежский и Ненецкий; музеи-заповедники — Соловецкий и «Малые Карелы»), национальные парки, заказники различных типов (комплексные, ландшафтные, зоологические, биологические, ботанические), памятники природы (природно-исторические, ботанические, ландшафтные), ягодные и водоохранные болота, геологические, почвенные и гидрологические природные объекты, генетические лесные резерваты, зеленые парковые зоны вокруг населенных пунктов и защитные полосы вдоль рек и озер, а также участки акваторий Баренцева и Белого морей, в которых хозяйственная деятельность полностью запрещена, ограничена на какое-то время или строго регламентирована. Размещение существующих и предлагаемых природных территорий, где подлежат охране ботанические объекты, дано на рисунке.

Наиболее эффективной формой сохранения растительных сообществ и природных ландшафтов является режим охраны в Пинежском заповеднике (см. рисунок, 1), площадь которого расширена в 1996 г. до 51.5 тыс. га. Он создан для сохранения девственного лиственничника на карстовых формах рельефа Беломорско-Кулойского плато с комплексом реликтовых и редких охраняемых растений. В заповеднике охраняется около 20 % видов растений, подлежащих охране в пределах области. Среди них *Thalictrum alpinum* L., *Cypripedium calceolus* L., *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Poa remota* Forsell., *Carex alba* Scop., *C. buxbaumii* Wahlenb., *Gypsophyla uralensis* Fisch. subsp. *pinegensis* (Pert.) R. Kam., *Corydalis capnoides* (L.) Pers., *Helianthemum pinegense* Juz. et Tzvel. и многие другие.

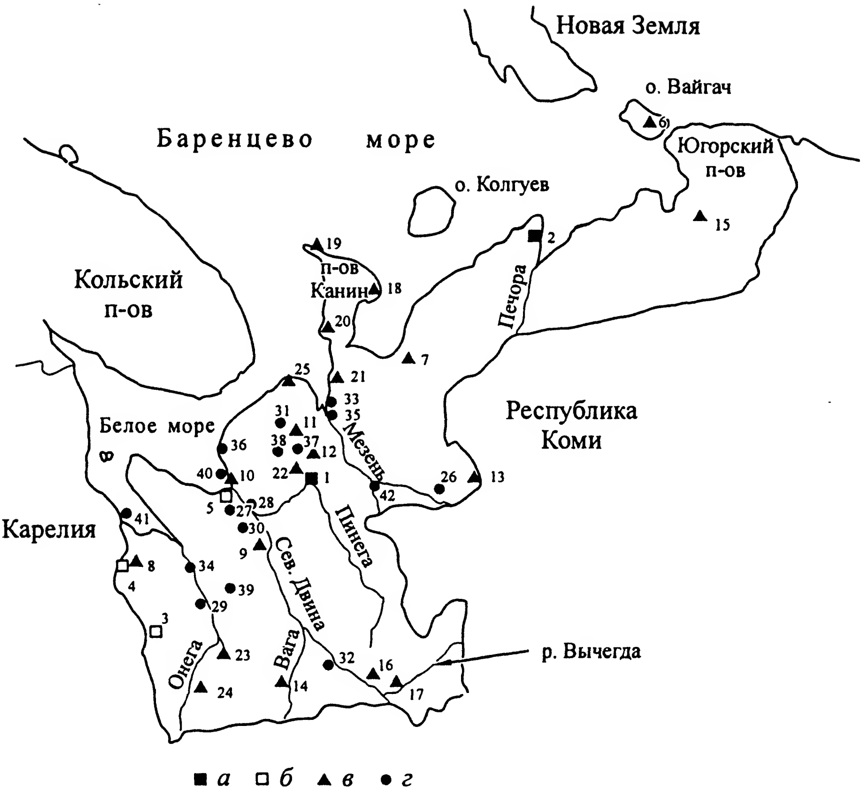

Схема размещения ОПТ с охраной ботанических объектов.

а — государственные природные заповедники (*1* — Пинежский, *2* — Ненецкий), *б* — национальные и природные парки (*3* — Кенозерский, *4* — Водлозерский, *5* — Приморский), *в* — заказники (*6* — Вайгачский, *7* — Северотиманский, *8* — Кожозерский, *9* — Сийский, *10* — Двинский, *11* — Соянский, *12* — Кулойский, *13* — Усть-Четласский, *14* — Важский, *15* — Море-Ю, *16* — Шиловский, *17* — Сольвычегодский, *18* — Микулкинский, *19* — Североканинский, *20* — Конушинский, *21* — Несский, *22* — Кёлдозеро, *23* — Фёдово, *24* — Шестиозерский, *25* — Воронов мыс), *г* — памятники природы (*26* — Шегмас, *27* — Кедры на Рёмже, *28* — Пихты под Архангельском, *29* — Жимолость на Онеге, *30* — Калина под Архангельском, *31* — Лес на Сояне, *32* — Липа под Черевково, *33* — Лиственничник на Сёмже, *34* — Черноольховник в Онежском р-не, *35* — Пыя в устье Мезени, *36* — Большие Кóзлы, *37* — Кёльдинский мост, *38* — Железные ворота, *39* — Емца, *40* — Мудьюгский, *41* — Кийский, *42* — Лешуконский).

В 1997 г. в Ненецком автономном округе на северо-востоке Малоземельской тундры на базе Ненецкого (Печорского) заказника создан государственный природный заповедник Ненецкий на площади 313.4 тыс. га, в том числе 182 тыс. га занимает акватория Баренцева моря в районе Печорской губы (см. рисунок, 2). Он предназначен для охраны редких видов птиц и редких растений, обитающих в тундровых районах округа (Степаницкий, 1997). В последнее время разрабатывается проектная документация для организации Большеземельского государственного заповедника на Югорском п-ове на склонах хребта Пай-Хой (Морозов, Кулиев, 1994).

Другой из наиболее совершенных форм организации охраны природы в сочетании с рекреационным использованием лесов является создание природных национальных парков — особо охраняемых территорий, выделяемых для сохранения, восстановления природных комплексов и объектов и использования их в рекреационных, научно-просветительских и туристских целях. В них выделяются 3 функциональные зоны: заповедного режима, регулируемого рекреационного использования и лесохозяйственного назначения.

С 1991 г. в Архангельской обл. на стыке Плесецкого и Каргопольского районов существует Кенозерский национальный природный парк на площади 139.2 тыс. га, а в Онежском р-не — северная часть Водлозерского национального парка (см. рисунок, *3, 4*). Оба предназначены для охраны коренных среднетаежных сосновых и еловых лесов, а также ягодных болот (Национальные..., 1996). В последнее время в окрестностях Архангельска создан Приморский природный парк регионального значения для рекреационных целей на площади 445 тыс. га (см. рисунок, *5*). Кроме того, в области планируется создание национальных парков «Онежское Поморье» и «Беломорско-Кулойское плато». Уже началась реализация этих проектов.

Площадь заказников в области составляет около 5700 тыс. га. Они организованы для поддержания целостности естественных тундровых (государственный природный федерального значения комплексный заказник на Земле Франца-Иосифа с площадью 4200 тыс. га, Вайгачский и Северотиманский) и лесных сообществ в целях сохранения, воспроизводства и восстановления численности диких животных и их среды обитания. В таежной зоне области создано 34 заказника, из них 25 биологических (Ермолин, 1992, 1996).

Отметим заказники, в которых подлежат охране объекты растительного мира. В таких биологических заказниках, как Вайгачский, Северотиманский, Кожозерский, Сийский, Двинский, Соянский, Кулойский, Усть-Четласский, Важский, Море-Ю, Шиловский и Сольвычегодский, охране подлежат уникальные тундровые, лесные и водные угодья, а также редкие виды, рекомендованные для охраны в Архангельской обл. (см. рисунок, *6—17*). Например, в Кожозерском ландшафтном заказнике (178.6 тыс. га), расположенном в Онежском р-не, охраняется один из крупных в области массивов старовозрастных коренных (девственных) еловых лесов. В Сийском заказнике федерального значения (Холмогорский р-н) наряду с охраной озерных ландшафтов охраняется занесенный в Красные книги вид *Isoëtes echinospora* Durieu и ряд редких растений.

В Двинском биологическом заказнике, расположенном в устье Северной Двины, охраняются места обитания водоплавающих птиц. Кроме того, здесь много редких видов флоры области, подлежащих охране: *Carex livida* (Wahlenb.) Willd., *Gentianopsis detonsa* (Rottb.) Ma, *G. doluchanovii* (Grossh.) Tzvel., *Lobelia dortmanna* L., *Atriplex nudicaulis* Bogusl., *Salicornia pojarkovae* N. Semen., *Glaux maritima* L., *Primula veris* L., *P. farinosa* L., *Gentiana cruciata* L., *Gagea lutea* L., *G. granulosa* Turcz., *Anemonoides altaica* (C. A. Mey.) Holub, *A. ranunculoides* (L.) Holub и другие виды, места произрастания которых требуют охраны.

Уникальный флористический комплекс реликтовых и редких видов Беломорско-Кулойского плато охраняется (кроме Пинежского заповедника) в биологических Соянском и Кулойском заказниках. В Соянском заказнике на р. Сояне (бассейн р. Кулоя) на границе Приморского и Мезенского районов помимо сохранения и восстановления рыбных запасов охраняются редкие реликтовые виды растений и среда их произрастания. К охраняемым растениям относятся *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvel., *Gypsophila uralensis* subsp. *pinegensis, Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Pinguicula alpina* L., *Dracocephalum ruyschianum* L., *Viola mauritii* Tepl. В Кулойском заказнике подлежат охране *Calypso bulbosa, Koeleria grandis* Bess. ex Gorski, *Gentiana arctica* Grossh., *Conioselinum boreale* Schischk., *Arnica alpina* (L.) Olin и другие растения. Цель заказников — поддержание общего экологического баланса плато.

Усть-Четласский государственный комплексный заказник областного значения создан в Лешуконском р-не с целью охраны северотаежного лесного комплекса на правом берегу р. Мезенской Пижмы против устья р. Четлас. Строгой охране здесь подлежат редкие растения, занесенные в Красные книги (Красная..., 1978; Редкие..., 1981; Красная..., 1988): *Paeonia anomala* L., *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw., *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray, *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova, *Pinguicula alpina* и другие виды, входящие в реликтовый скальный комплекс обнажений. Здесь запрещены рубка деревьев, мелиоративные работы, разработка полезных ископаемых, сбор растений, охота, туризм.

Необходимо расширение биологического заказника Важский в бассейне р. Вага, где произрастают редкие травянистые растения *Convallaria majalis* L., *Epipactis* *helleborine, Cypripedium guttatum* Sw., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *D. maculata* (L.) Soó, *Adonis sibirica* Patrin ex Ledeb., *Viola mauritii* и другие, а также древесные растения, находящиеся здесь на границе ареала: *Ulmus laevis* Pall., *U. glabra* Huds., *Tilia cordata* Mill. Увеличение площади этого заказника будет способствовать сохранению уникальных растений региона. В последнее время на сухих обнажениях известняков в верховьях р. Ледь (правый приток Ваги) найдены и другие редкие растения: *Anemone sylvestris* L., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Dracocephalum ruyschianum, Dendranthema zawadskii, Veronica spicata* L., *Artemisia tanacetifolia* L., *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm. В ботаническом заказнике «Урочище Море-Ю» охраняется самое северное местонахождение в Восточной Европе островного леса из *Picea obovata* Ledeb. с видами бореального комплекса. В Шиловском и Сольвычегодском заказниках подлежат охране лесные и водные угодья.

Кроме того, на западе Ненецкого автономного округа на п-ове Канин нами предложены следующие 4 ботанических заказника областного значения (см. рисунок, *18—21*) с редкими видами в растительных сообществах, нуждающихся в охране (Сергиенко, 1988, 1997).

1. Микулкинский — комплекс позднеледниковых реликтовых и редких видов растений в устье р. Жемчужной. Предлагаемая территория Микулкинского заказника охватывает площадь от устья р. Жемчужной по линии на север на 30 км. На северо-востоке она граничит со склоном плато хребта Паэ. Территория представляет собой полого наклоненную на юго-восток плоскогорную возвышенность до 100 м над ур. м., постепенно понижающуюся к мысу Микулкин Нос и обрывающуюся песчаной косой в море. Возвышенность и небольшие останцы на ней до 30 м выс. сложены верхнепротерозойскими кристаллическими породами, долина р. Жемчужной — пермскими песчаниками и известняками.

Значительную часть флоры составляет арктический флористический комплекс, включающий арктические и арктоальпийские виды: *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Sibbaldia procumbens* L., *Veronica alpina* L., *Viola biflora* L., *Dryas octopetala* L., *D. punctata* Juz., *Salix reticulata* L., *S. polaris* Wahlenb., *S. herbacea* L., *Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Pinguicula alpina, P. villosa* L., *Thalictrum alpinum, Viscaria alpina* (L.) G. Don, *Rhodiola rosea* L., а также другие виды растений. Многие из этих видов являются реликтовыми и поселились здесь в позднеледниковье из рефугиумов хребта Паэ. На равнине, тяготеющей к побережью, разнотравные луговые сообщества представлены *Castilleja lapponica* Gand., *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult., *Astragalus frigidus* (L.) A. Gray, *A. subpolaris* Boriss. et Schischk., *Poa alpina* L., *Veratrum lobelianum* Bernh. На песчаных косах в устье р. Жемчужной фон создают *Sagina nodosa* (L.) Fenzl., *Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed., *Leymus arenarius* (L.) Hochst., *Honckenia diffusa* (Hornem.) A. et D. Löve и эндемики севера Европейской России — *Astragalus grigorjevii* B. Fedtsch., *Delphinium cryophilum* Nevski, *Koeleria pohleana* (Domin) Gontsch., *Sonchus humilis* Orlova, *Taraxacum perfiljevii* Orlova, *Conioselinum boreale, Crepis nigrescens* Pohle. Такого скопления эндемичных, редких и реликтовых растений в других районах Канина мы не наблюдаем. Четверть флоры района относится к видам, рекомендованным для охраны на территории Архангельской обл. (Шмидт, Симачева, 1984).

2. Североканинский — типичные мелкоерниковые тундры с арктическими и арктоальпийскими видами растений на мысе Канин Нос, территория которого включает северо-западную оконечность хребта Паэ от урочища Тарханово до побережья Баренцева моря на севере (Сергиенко, 1988). Заказник предложен для охраны типичных мелкоерниковых тундр с реликтовыми арктическими и арктоальпийскими видами растений, а также чрезвычайно редких на Крайнем Севере: эндемика *Gentiana arctica*, сибирского растения *Neuroloma nudicaule* (L.) DC., находящегося здесь изолированно от основной части своего ареала, горно-лесного папоротника *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz. Очень редки отмечаемые только на мысе Канин Нос западные для Канина виды: *Antennaria alpina* (L.) Gaertn., *Gentianella aurea* (L.) H. Smith. В районе становища Тарханово находится locus classicus эндемика севера Европейской России *Crepis nigrescens*, подлежащего охране в Архангельской обл. Под пологом ивняковых зарослей в районе заказника отмечены редкие для данной территории лесные виды, находящиеся на северном пределе распространения: *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Delphinium elatum* L. и другие растения бореальной зоны.

3. Конушинский — участок интразональных сообществ из *Picea obovata* на Шомоховских песчаных сопках-дюнах с редкими бореальными видами, находящимися в отрыве от своего основного ареала. Растительный покров предлагаемого района заказника характерен для полосы кустарниковых (крупноерниковых) тундр, где в качестве интразональных сообществ присутствуют сообщества из ели с примесью *Betula tortuosa* Ledeb. в виде криволесья. Местонахождение ели в этом районе является самым северным на Канине. Здесь находят убежище многие южные бореальные виды растений, которые проникли сюда в теплые фазы голоцена. Среди них редкие для этого района лесные виды: плауны, грушанки, *Linnaea borealis* L., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. и другие. Интересным является местонахождение амфиатлантического вида *Calluna vulgaris* (L.) Hull, который находится здесь на северо-восточном пределе расселения. Из района лесного острова описан также вид *Luzula wahlenbergii* Rupr., классическое местонахождение которого подлежит охране.

4. Несский — северные притундровые редколесные сообщества *Larix sibirica* Ledeb. с участием *Sorbus sibirica* Hedl., *Pinus sylvestris* L., *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Paeonia anomala* L. и других

видов, находящихся у северных границ распространения. Район расположен в междуречье Несь и Семжа и предназначен для охраны северных притундровых лиственничников. Высота лиственничных редколесных сообществ не более 5 м. Стволы искривлены, подлесок практически отсутствует. *Larix sibirica*, находясь в бассейнах рек Несь и Семжа на северном пределе своего распространения, занимает хорошо дренированные местообитания. В этом районе необходимо запрещение вырубки древесно-кустарниковых пород.

Заслуживают также внимания в качестве ботанических заказников областного значения (см. рисунок, *22—25*) следующие 4 территории (Шмидт и др., 1988).

1. Кёлдозеро (Пинежский р-н) — каньонообразная карстовая долина и суходол в истоках р. Келды с обнажениями карбонатных пород, подземным руслом и вытеком реки, с комплексом редких реликтовых и арктических видов Беломорско-Кулойского плато: *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Astragalus uralensis* Litv., *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. и др.

2. Фёдово (Плесецкий р-н) — камово-озовый рельеф у д. Федово и д. Дениславье с сосновыми борами, обогащенными редкими видами: *Dracocephalum ruyschianum, Anthyllis maritima* Schweigg., *Onobrychis arenaria* (Kit) DC., *Crepis praemorsa* (L.) Tausch., *Pulsatilla patens* L.

3. Шестиозерский (Няндомский р-н) — сосновые боры на песчаных камах и озах близ станции Шестиозерский.

4. Воронов мыс (Мезенский р-н) — тундроподобные группировки с реликтовым комплексом арктических, арктоальпийских и гипоарктических видов, находящихся на южном пределе своего распространения: *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Lomatogonium rotatum* (L.) Fries ex Nyman., *Juncus arcticus* Willd., *Salix lapponum* L., *Gastrolychnis angustiflora* Rupr., *Cochlearia arctica* Schlecht. ex DC., *Rhodiola rosea, Diapensia lapponica* L., а также амфиатлантических видов морских побережий: *Dupontia psilosantha* Rupr., *Puccinellia coarctata* Fern. et Weath., *Atriplex nudicaulis* Bogusl.

В области выявлено около 180 примечательных природных объектов, которые могут быть объявлены государственными памятниками природы; из них только 70 природных объектов узаконены в качестве памятников природы местного значения (Ермолин, 1992, 1996). Наиболее насыщены памятниками природы Пинежский и Вельский районы.

Часть объектов относится к памятникам природы с охраной отдельных деревьев или групп деревьев (например, кедра на левом берегу р. Гнилки в Ненецком автономном округе), участков леса, урочищ, пещер, ключей. К ботаническим памятникам природы относится, например, Шегмас (Белощелье) с реликтовым арктоальпийским комплексом в Лешуконском р-не на правом берегу р. Мезенской Пижмы на площади 5 га (см. рисунок, *26*). В качестве памятников природы узаконены участки мест произрастания девственных и ценных лесов, где охраняются лиственничники, лесные культуры, сосновые и кедровые рощи, боры. Как правило, они занимают небольшую площадь — 1, реже 2 квартала лесничества. Перечень этих памятников природы включает 29 названий.

Северным научно-исследовательским институтом лесного хозяйства (г. Архангельск) заполнены паспорта на памятники природы, где подлежат охране ботанические объекты (Мироненко, 1984): кедры на р. Ремже — 2 плодоносящих кедра, введенных в культуру в конце прошлого века в окрестности г. Северодвинска; пихты под Архангельском (несколько десятков пихт естественного происхождения); жимолость (*Lonicera xylosteum* L.) на р. Онеге; калина под Архангельском; лес на р. Сояне в Мезенском р-не; липа (несколько экземпляров) у д. Черевково в Красноборском р-не; лиственничник на р. Сёмже в Мезенском р-не; черноольховник в Онежском р-не (см. рисунок, *27—34*).

В. М. Шмидтом, В. Г. Сергиенко, Е. В. Симачевой (1988) предложено узаконить в качестве памятников природы следующие участки (см. рисунок, *35—39*).

1. Пыя (Мезенский р-н) — устье р. Пыя в низовьях Мезени с приморскими лугами-лайдами, березовым криволесьем, тундроподобными болотами, редкостойным еловым лесом и рядом специфических растений морских побережий: *Aster tripolium* L., *Carex glareosa* Wahlenb., *C. mackenziei* V. Krecz., *Hippuris tetraphylla* L., *Senecio congestus* (R. Br.) DC.

2. Большие Кóзлы (Приморский р-н) — обнажения карбонатных пород в районе горы Ерга мыса Зимнегорского с редкими видами, подлежащими охране: *Paeonia anomala, Hypericum quadrangulum* L., *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray, *Ligusticum scoticum* L., *Sonchus humilis.*

3. Кёлдинский мост (Пинежский р-н) — карстовый рельеф в нижнем течении р. Кёлды с реликтовой флорой лиственничника (*Arnica alpina, Dendranthema zawadskii, Oxytropis sordida, Astragalus uralensis, Hedysarum arcticum*).

4. Железные ворота (Пинежский р-н) — карстовый ландшафт с развитыми зеленомошными и травяными лиственничниками.

5. Емца (Плесецкий р-н) — долина р. Емцы с обнажениями карбонатных пород и реликтовой сибирской таежной и арктоальпийской флорой. Редким для района видом является *Ranunculus lingua* L.

Интересными объектами в качестве памятников природы являются о-в Мудьюг в Двинской губе и Кийский архипелаг в Онежской губе (Кашин, 1991) с уникальными островными ландшафтами (см. рисунок, *40—41*). В охране нуждаются здесь приморские и наскальные фитоценозы. Среди редких охраняемых растений отмечены *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel., *Zannichelia pedunculata* Reichenb., *Carex recta* Boatt, *Blysmus rufus* (Huds.) Link, *Glaux maritima* L. и другие виды.

Участок берега р. Вашки в окрестностях пос. Лешуконское нами предложен в качестве ботанико-геологического памятника природы (см. рисунок, *42*), где охране подлежит комплекс реликтовых кальцефитных растений на обнажениях мергелей пермского периода (Сергиенко, 1986а; 1997). Длина участка около 10 км. В составе комплекса присутствуют виды, не свойственные зональному типу растительности подзоны северной тайги, кальцефиты и многие редкие растения северо-востока Европейской России, находящиеся в отрыве от основного ареала или на границе распространения: *Cardaminopsis petraea* (L.) Hiit., *Silene wolgensis* (Hornem.) Bess. ex Spreng., *Scorzonera humilis* L. и др. Помимо бореальных видов здесь присутствуют лесостепные и арктоальпийские виды. Эдификаторами на обнажениях являются довольно редкие для области растения: *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult., *Silene tatarica* (L.) Pers., *Minuartia verna* (L.) Hiern, *Viola arenaria* DC., *Thymus subarcticus* Klok. et Shost., *T. talijevii* Klok. et Shost., *Polygala amarella* Crantz., *Arenaria serpyllifolia* L. и лесостепные виды *Anemone sylvestris, Silene wolgensis, S. tatarica, Veronica spicata, Scorzonera humilis, S. ruprechtiana* Lipsch. et Krasch. Эти виды очень редки в Архангельской обл., но на обнажениях и по обрывистым склонам берега Вашки довольно обильны.

Небольшой участок, расположенный на правом берегу реки напротив пос. Лешуконское на аллювиальной почве пойменной террасы, переходящей в верховое болото, также нуждается в охране. Здесь в травяном покрове отмечены популяции редких видов — *Artemisia tanacetifolia, Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Anthyllis arenaria* (Rupr.) Juz., *Polygala vulgaris* L., *Hieracium pilosella* L. На песчаной косе обнаружен эндемик северо-востока Европейской России *Coryspermum algidum* Iljin. Значительная часть видов исследованных растительных сообществ включена в региональные списки растений, подлежащих охране в Архангельской обл. и в Республике Коми (Редкие ..., 1982; Мироненко, 1995; Сергиенко, 1997): *Epipactis atrorubens, Anemone sylvestris, Dianthus superbus* L., *Cotoneaster melanocarpus, Cardaminopsis petraea, Thymus talijevii, Veronica spicata, Scorzonera humilis, S. ruprechtiana, Artemisia tanacetifolia, Arenaria serpyllifolia, Anthyllis arenaria, Polygala vulgaris, Corispermum algidum, Aster subintegerrimus* (Trautv.) Ostenf. et Resv.

В Архангельской обл. существует большой спектр болот от бугристых в тундре и лесотундре до аапа-болот в северной тайге и грядово-мочажинных в средней тайге, которые охраняются выборочно. Среди них можно отметить следующие: полигонально-бугристая болотная система у пос. Халмер-Ю (50 га) в Ненецком автономном округе, система верховых и аапа-болот (4.4 тыс. га) у д. Вальшево на правобережье р. Пинеги, верховая болотная система «Кольцо» (71 тыс. га) в 2 км западнее г. Мезень и другие болота, предложенные для охраны в качестве заказников и памятников природы и исключенные из планов использования (Боч, Мазинг, 1979). Эталоном болот олиготрофного южноприбеломорского типа является ландшафтный болотный заказник в районе д. Унежма на побережье Онежского залива. Всего взято под охрану 661 болото на площади 801 тыс. га. На болотах подлежат охране редкие и лекарственные виды растений.

Основным направлением в охране природы региона является защита мест обитания редких видов растений в растительных сообществах и рациональное использование популяций видов, имеющих народнохозяйственное значение (декоративные, лекарственные), а также обеспечение нормативными актами по запрету сбора и продажи редких и охраняемых растений на всей территории и регламентации объема заготовок растительного лекарственного сырья и сбора ягод на ОПТ.

Особым вопросом в общей программе сохранения видового разнообразия растительного мира является реинтродукция редких видов в природу из предварительно введенных в культуру растений. Это позволит изучить биологию редких и используемых в хозяйственных целях видов как в природе, так и в культуре: жизненный цикл, возрастной состав популяций и эколого-фитоценотическую приуроченность. Изучение вопросов жизнеспособности редких видов позволит разработать меры по охране не только ценных популяций, но и редких растительных сообществ, слагаемых этими видами. Участки с такими сообществами необходимо взять под охрану на правах ботанических микрозаказников или памятников природы, расположенных в редких или уникальных ландшафтах.

Многие редкие виды приурочены к весьма специфическим местам обитания, и их охрана может осуществляться исключительно путем охраны соответствующих ландшафтно-геоморфологических природных объектов в ОПТ: в национальных парках, заповедниках, заказниках и на территориях, объявленных памятниками природы. Природоохранные мероприятия должны быть разработаны индивидуально для каждого вида на основе особенностей местообитания растений, состояния популяций редких видов и степени антропогенного воздействия на них.

Для некоторых видов, занесенных в региональную (областную) Красную книгу (Мироненко, 1995; Сергиенко, 1997), определен ранг региональной охраны. В Архангельской обл. многие из них находятся на границе своего ареала или в отрыве от основной части ареала и поэтому лишены оптимальных возможностей произрастания, а при нарушении мест обитания в результате хозяйственной и производственной деятельности подвергаются частичному или полному вымиранию. Среди пограничных видов присутствуют редкие виды, нуждающиеся в охране. Подсчитано, что из всей флоры области редкие виды растений дислоцируются в 3 районах — Беломорско-Кулойском, где сконцентрировано около 20 % редких видов флоры, Тимано-Малоземельском — 15 % и на крайнем востоке Ненецкого автономного округа (Югорско-Вайгачском) — 18 %.

По концентрации редких видов значительный интерес также представляет дельта Северной Двины, где встречается большое число редких для области видов. Много видов специфических приморских обитаний отмечено по берегам Онежской и Двинской губы. Около 15 % видов растений, рекомендуемых для охраны, отмечено в бассейнах рек Пинеги и Кулоя (Симачева, 1986). Исключительно богат редкими видами район р. Мезенской Пижмы и северного Тимана. Много редких видов отмечено в бассейне р. Ваги и в нижнем течении р. Вычегды. На северо-востоке области, в Ненецком автономном округе, по концентрации редких видов выделяется район Вайгача и Пай-Хоя.

Анализ географического распространения и фитоценотической приуроченности редких видов сосудистых растений, рекомендуемых для включения в региональную Красную книгу области (Сергиенко, 1986б, 1997; Шмидт, Симачева, 1984; Шмидт, Сергиенко, 1986; Мироненко, 1995), показал, что существующая в настоящее время сеть ОПТ региона пока не отражает всего спектра разнообразия типов ландшафтов области. Многие из числа редких и нуждающихся в охране растений не попали на охраняемые территории и поэтому районы с их небольшой концентрацией необходимо подключить к ОПТ или объявить в качестве ботанических минизаказников или памятников природы.

Кроме перечисленных заказников и памятников природы, где сосредоточены редкие и охраняемые виды растений, в Архангельской обл. много других интересных объектов, заслуживающих внимания в качестве ОПТ. Особенно это касается обнажений пород на реках Лака, Сулонда, Онега, Уфтюга, Юла, Устья, а также карстового Онего-Двинского междуречья, где могут быть найдены редкие для области виды, подлежащие охране (Симачева, 1984).

Охраняемый природный фонд Архангельской обл. нуждается в дальнейшем формировании на комплексной ландшафтно-географической основе, дополнении новыми объектами, которые необходимо сберечь как ценный и уникальный фонд многообразия природы и видового разнообразия девственной биоты, и доведении его до состояния, соответствующего рекомендуемым нормам. Необходимо также формирование природного заповедного фонда для двух субъектов Российской Федерации (собственно Архангельской обл. и Ненецкого автономного округа), а также для отдельных территориально-региональных подразделений области: Онего-Двинского, Пинежско-Кулойского, Мезенского, Канино-Колгуевского, Тимано-Печерского и Югорско-Вайгачского (Сергиенко, 1999).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 188 с.

Ермолин Б. В. Охраняемый природный фонд европейского севера России // Зеленая книга Архангельской области. Архангельск, 1992. С. 3—22.

Ермолин Б. В. Охраняемые природные территории и объекты Архангельской области. Архангельск, 1996. 84 с.

Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1993. Ч. 1. 190 с.; 1995. Ч. 2. 60 с.

*Кашин В. И.*Особенности флоры острова Мудьюг и Кийского архипелага // Социально-экологические проблемы европейского Севера. Архангельск, 1991. С. 140—145.

Красная книга СССР. М., 1978. 460 с.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Мироненко О. Н. Нуждающиеся в охране растения и фитоценозы Архангельской области // Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря. Мурманск, 1984. С. 64—70.

Мироненко О. Н. Высшие растения // Красная книга Архангельской области. Редкие и охраняемые виды растений и животных. Архангельск, 1995. С. 23—137.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. Флористические находки в тундрах северо-востока Европейской России // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 76—85.

Национальные парки России. М., 1996. 198 с.

Особо охраняемые природные территории Мурманской области. Архангельск, 1992. 68 с.

Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области. Вологда, 1993. 257 с.

Особо охраняемые природные территории Карелии. Петрозаводск, 1995. 146 с.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1981. 264 с.

Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Коми АССР. Сыктывкар, 1982. 152 с.

Сергиенко В. Г. К охране флоры выходов мергелей в долине реки Мезень // Бот. журн. 1986 а. Т. 71. № 1. С. 108—112.

Сергиенко В. Г. Флора полуострова Канин. Л., 1986 б. 148 с.

Сергиенко В. Г. Территории Канино-Мезенского региона, предлагаемые для охраны // Проблемы организации природно-исторических национальных парков и развития сети охраняемых природных территорий на Русском Севере. Архангельск, 1988. С. 11—13.

Сергиенко В. Г. Вопросы формирования сети охраняемых природных территорий и предложения к проекту Красной книги редких растений Архангельской области. СПб., 1997. 75 с. Деп. ВИНИТИ 22. 12. 97, № 3725—В 97.

Сергиенко В. Г. Формирование сети охраняемых природных территорий севера Европейской России // Современные проблемы и эффективность регулирования фитоценозов в лесном хозяйстве. Тр. СПбНИИЛХ, 1999. С. 165—172.

Симачева Е. В. Ландшафтный метод полевых флористических исследований на примере европейского севера СССР // Известия ВГО. 1984. Т. 16. Вып. 1. С. 14—20.

Симачева Е. В. Флористический комплекс Пинежского государственного заповедника и его роль в сохранении реликтов Беломорско-Кулойского плато: Артореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1986. 19 с.

Степаницкий В. Б. Комментарий к Федеральному закону Российской Федерации «Об особо охраняемых природных территориях». М., 1997. 136 с.

Таскаев А. И., Гладков В. П., Дегтева С. В., Алексеева Р. Н. Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1996. 36 с.

Шмидт В. М., Сергиенко В. Г., Симачева Е. В. Некоторые предложения по организации заповедных и охраняемых территорий в Архангельской области // Проблемы организации природно-исторических национальных парков и развития сети охраняемых природных территорий на Русском Севере. Архангельск, 1988. С. 47—49.

Шмидт В. М., Симачева Е. В. Материалы к охране флоры Архангельской области // Вестн. ЛГУ. 1984. Сер. биол. № 9. С. 30—54.

Санкт-Петербургский научно-исследовательский
институт лесного хозяйства
E-mail: spb330@spb.sitek.net

Получено 8 VII 1998

SUMMARY

Information about the condition of natural area protection in Arkhangelsk region is presented. A number of unique botanic objects with species complexes are suggested for regional protection. Brief botanical and geographical characteristic of these objects is given. The tasks of protection of rare vegetable communities and plants are described. The areas of rare species concentration are shown.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 8)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Acanthophyllum coloratum **var. eglandulosum** Lazkov var. nov. 117
Helichrysum tenderiense Umanets **sp. nov.** 112
Phlomoides ajdarovae Lazkov **sp. nov.** 114
Rindera alaica Lazkov **sp. nov.** 116
Rosa kurganica Mironova **sp. nov.** 110
Rosa tanaitica Mironova **sp. nov.** 111
Salix viminalis **var. pyramidalis** I. Beliaeva var. nov. 104

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

ЗОЯ ВЛАДИМИРОВНА КАРАМЫШЕВА
(к 70-летию со дня рождения)

E. A.Volkova, E. I. Rachkovskaya, V. N. Khramtsov. Zoya Vladimirovna Karamysheva
(on the occasion of her 70th birthday)

12 декабря 1999 г. исполнилось 70 лет со дня рождения Зои Владимировны Карамышевой — известного геоботаника, картографа, знатока растительности степей.

З. В. родилась в г. Ульяновске в 1929 г. В 1940 г. в связи с переводом отца семья переехала в г. Ленинград, где пришлось пережить начало войны и самый тяжелый период блокады. Лишь в августе 1942 г. З. В. была эвакуирована из Ленинграда в Ярославскую обл. В 1948 г. З. В. поступила на географический факультет Ленинградского государственного университета и в 1953 г. успешно закончила его по специальности ботанико-географа. Ее учителями на кафедре ботанической географии были А. А. Корчагин, М. В. Корчагина, В. Д. Лопатин. По окончании университета З. В. 2 года проработала в Библиотеке Академии наук. В 1955 г. она перешла на работу в ботанический отдел Особой комплексной экспедиции по землям нового сельскохозяйственного освоения СОПС АН СССР. В 1956 г. З. В. поступила в аспирантуру Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР, а в 1961 г. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Растительность каменистых степей юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника».

Степной регион Казахстана занимает особое место в жизни и в работах З. В. Здесь она познакомилась с растительностью степей и в дальнейшем посвятила ее изучению всю свою жизнь. Впервые казахстанские степи З. В. посетила в 1955 г., когда работала в Особой комплексной экспедиции. Совместно с ботаниками исследования в этой экспедиции осуществляли геоморфологи, почвоведы, гидрологи. Участие в комплексных исследованиях сформировало у З. В. экологическое мышление — умение устанавливать причинные связи при изучении закономерностей распределения растительности.

Основной целью работ экспедиции было создание природного районирования территории Северного (целинного) Казахстана, которое осуществлялось на основе тематических карт, одной из которых была «Карта растительности Северного Казахстана» м. 1 : 1 500 000. В этой работе З. В. впервые соприкоснулась с картографированием растительности. Совместно с А. В. Калининой ею была создана растительности Павлодарской области». В дальнейшем в любом регионе, где бы она ни работала, З. В. воплощала свои знания в картографические произведения. Во время этих исследований был собран также большой материал по описанию степной растительности Казахстана и опубликована первая статья по растительности каменистых степей мелкосопочников.

В период с 1957 по 1963 г. на территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника работала Биокомплексная экспедиция по изучению растительного и животного населения степного биома. Исследования проводились на стационарах по единой программе в сравнительно-зональном плане (в подзонах сухих и опустыненных степей). В этой программе З. В. выполняла самостоятельный блок работ, связанный с изучением структуры и динамики растительности. Особое внимание она уделяла познанию естественной природной динамики растительного покрова мелкосопочников. Она применила подходы Ф. Клементса к изучению сукцессий растительности на каменистых субстратах. Ею были установлены смены сообществ на породах различного петрографического состава и разработаны фитоценотические и биоморфологические критерии определения степени устойчивости серийных сообществ.

Глубокое изучение первичных сукцессий привело к установлению пространственных сочетаний — серий сообществ, представляющих определенные стадии смен в процессе формирования растительности на неустойчивых субстратах. Эти данные были использованы З. В. в дальнейшем при составлении многих карт растительности. Для территорий стационаров были созданы оригинальные карты растительности с использованием особых приемов и методов отражения динамических явлений главным образом для показа первичных сукцессий на каменистых субстратах. Много работ этого периода было посвящено решению задач выделения и логического обоснования основных картируемых территориальных единиц для мелкосопочников, а также их типизации. Новые идеи З. В. были воплощены на «Карте растительности степной части Казахского мелкосопочника» м. 1 : 1 500 000, а в дальнейшем широко использовались во многих картографических произведениях.

В период деятельности Биокомплексной экспедиции были проведены маршрутные исследования, охватившие западную часть мелкосопочника. В результате этих работ появилось детальное районирование территории. Ботанико-географическое районирование стало еще одним из направлений исследований З. В.

Естественным продолжением работ в Северном и Центральном Казахстане явились исследования в восточной части мелкосопочника (1964—1968 гг.). Их итогом стала фундаментальная сводка «Ботаническая география степной части Центрального Казахстана», написанная совместно с Е. И. Рачковской. В монографии представлен полный аннотированный список флоры региона и карта ботанико-географического районирования. Внесены изменения в представления о подпровинциальном разделении территории Центрального Казахстана, что стало возможным благодаря выявлению и описанию новых типов и формаций растительности, географических вариантов сообществ. В работе дано полное описание растительности установленных авторами регионов (провинций, подпровинций, округов), обосновано своеобразие черт растительности восточной части мелкосопочника, уточнена граница между степной и пустынной областями.

З. В. всегда отличало внимательное отношение к сбору гербария, к флористической грамотности списков геоботанических описаний. Ею сделано много новых находок для флоры Центрально-Казахстанского мелкосопочника, а также собран огромный материал по характеристике петрофитных и зональных формаций. При таком отношении к флоре стала возможной еще одна новаторская работа, выполненная З. В., по сопоставлению классификаций растительности отечественной геоботанической школы и знаменитой школы Браун-Бланке.

С 1970 по 1988 г. З. В. работала на территории Монголии в составе Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Полевые работы в МНР охватывали степные равнины Восточной Монголии, Хангайскую горную страну, Убсунурскую впадину и северо-восточную часть Монгольского Алтая. Как и в

Казахстане, основной интерес для З. В. представляло изучение географических закономерностей растительного покрова, его картирование и районирование. Так, детально изучена растительность хребта Хан-Хухийн-Ула, западной и центральной частей Хангая, хребта Джаргалант-ула, в которых выделены основные высотные пояса и подпояса растительности, описаны основные типы сообществ каждого из подпоясов, выявлены их флористические и фитоценотические особенности. Изучение закономерностей растительного покрова Хангайской горной страны позволило создать схему ботанико-географического районирования этой территории, в некоторых существенных чертах отличающуюся от более ранних схем районирования А. А. Юнатова и Е. М. Лавренко.

Основываясь на работах в горных регионах Северной Монголии, З. В. в дальнейшем обобщила эти материалы в таких публикациях, как «Основные черты высокогорной растительности МНР», «Широтные и долготные изменения растительности гор Монголии», в которых рассматриваются сложнейшие вопросы дифференциации горной растительности.

Огромный вклад внесла З. В. в картографирование растительности Монголии. Ею создано несколько среднемасштабных геоботанических карт на отдельные регионы этой страны, а также проделана огромная работа по созданию первой карты растительности всей Монголии, начатой А. А. Юнатовым и увидевшей свет в 1979 г. З. В. составлена легенда для степной и лесной растительности на этой карте, проведена общая редакция всей легенды.

Следующим этапом в геоботаническом картографировании явилось создание новой карты растительности для Национального атласа МНР, который был опубликован в 1990 г. Все новейшие материалы, собранные З. В. на территории Монголии, нашли отражение на этой карте, которая по своей детальности значительно превзошла предыдущую карту, несмотря на более мелкий масштаб. З. В. вместе с акад. Е. М. Лавренко осуществила научную редакцию всей карты. Прекрасное знание степной растительности Монголии позволило З. В. в дальнейшем принять участие в разработке концепции карты «Экосистемы Монголии», на которой отражены антропогенные воздействия и состояние растительности и экосистем в целом.

Работы в Монголии проводились совместно с монгольскими специалистами, в них участвовали аспиранты и студенты монгольских вузов. Многие из них работали под руководством З. В. Она щедро передавала им навыки полевой работы, обработки данных, написания научных статей, а затем и кандидатских и докторских диссертационных работ.

Степи всегда являлись основным объектом изучения З. В. Как итог многолетних исследований степей совместно с Е. М. Лавренко были созданы такие обобщающие работы, как «Степи Евразии», «Steppes of the former Soviet Union and Mongolia», а также «The steppes of Mongolia», в которых рассмотрены особенности пространственной структуры растительного покрова и закономерности широтных и долготных изменений растительности на протяжении всей степной области Евразии.

Еще одним важным вкладом в геоботаническое картографирование было участие З. В. в создании «Карты растительности Европы». Идея составления этой карты возникла еще в 1975 г., во время работы XII Международного ботанического конгресса в Ленинграде. Целью этого крупнейшего международного проекта было обобщение всех имеющихся данных по растительности Европы, а также интеграция различных фитоценотических школ. Участвуя вместе с другими коллегами-геоботаниками из России в рабочих совещаниях по созданию этой карты, З. В. всегда активно отстаивала преимущества отечественных подходов к классификации растительности для целей картографирования. Она является куратором раздела степной растительности на этой карте. Ею написан пояснительный текст по картируемым подразделениям степной растительности. В настоящее время уже опубликована «Карта восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы», на очереди — «Карта растительности Европы».

З. В. — прекрасный полевой работник, всегда стоически переносящий трудности и превратности этой нелегкой деятельности. Где бы ни работала З. В., она всегда стремилась достичь вершин гор, найти и обследовать малодоступное ущелье или заглянуть в трещины отвесных скал в поисках интересных видов растений и редких сообществ.

Много времени З. В. отдавала и научно-организационной работе. В течение 8 лет она была заведующей Лаборатории географии и картографии растительности БИН. Долгие годы она возглавляла комиссию по классификации растительности ВБО, была секретарем комиссии по Комаровским премиям, членом совета по защитам кандидатских диссертаций и др.

З. В. была редактором многих монографий и карт, ею отредактировано огромное количество статей для научных журналов и сборников. Она всегда охотно помогает своим коллегам, особенно молодым, в написании и редактировании научных работ, так как сама обладает даром писать легко и всегда работает с большим воодушевлением.

Все коллеги поздравляют З. В. с юбилеем, желают ей доброго здоровья и энергии для дальнейших свершений. Ее знания и огромный опыт так необходимы молодому поколению геоботаников.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ З. В. КАРАМЫШЕВОЙ

1960. Изучение природных первичных сукцессий на каменистых местообитаниях в растительном покрове степей и пустынь // Программно-методические записки по геоботанике и биокомплексному изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Изд-во АН СССР. С. 82—91.

Карта природного районирования Северного Казахстана // Природное районирование Северного Казахстана (приложение). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1 л. (Совместно с А. Г. Доскач, А. В. Калининой и др.).

Карта растительности Северного Казахстана. М. 1 : 1 500 000 // Там же. (Совместно с И. В. Борисовой, Т. И. Исаченко, А. В. Калининой и Е. И. Рачковской).

Опыт составления карты растительности Северного Казахстана // Бот. журн. Т. 45. № 5. С. 703—706. (Совместно с И. В. Борисовой, Т. И. Исаченко, А. В. Калининой и Е. И. Рачковской).

Природное районирование Павлодарской области // Природное районирование Северного Казахстана (приложение). М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 381—389. (Совместно с А. Г. Доскач, А. В. Калининой, Н. П. Затенацкой и др.).

Растительность каменистых степей юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. Т. 45. № 1. С. 48—63.

Формирование степной растительности на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике // Бот. журн. Т. 45. № 8. С. 1185—1196.

1961. О кустарниковых степях на территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в подзоне сухих и опустыненных степей) // Тр. Ин-та ботаники АН КазССР. Т. 11. Алма-Ата. С. 27—48.

О петро-литогенной комплексности (на примере растительного покрова каменистых степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника) // Бот. журн. Т. 46. № 8. С. 1183—1186.

Особенности и динамика растительного покрова каменистых степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Матер. Казахстан. конф. «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.; Л. С. 75—79.

Пояснительный текст к карте растительности Северного Казахстана. М. 1 : 1 500 000 // Пояснительный текст к картам геоморфологической растительности и природного районирования Целинного края Северного Казахстана (с 3 картами). М.: Изд-во АН СССР. С. 23—34. (Совместно с И. В. Борисовой, Т. И. Исаченко, А. В. Калининой и др.).

Растительность северо-восточной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в пределах Павлодарской обл.) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 13. С. 464—486.

Растительность каменистых степей юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 19 с.

Список основных растений Северного Казахстана по жизненным формам и эколого-фитоценотическим группам // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л. Вып. 13. С. 487—514.

1962. Опыт крупномасштабного геоботанического картографирования (на примере растительности юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника) // Принципы и методы геоботанического картографирования. М.; Л. Изд-во АН СССР. С. 54—63. (Совместно с Е. И. Рачковской).

1963. Некоторые закономерности в распределении растительности западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. Т. 48. № 10. С. 1457—1471. (Совместно с Е. И. Рачковской).

Первичные сукцессии на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л. Изд-во АН СССР. Вып. 15. С. 146—158.

1964. Организация комиссии по классификации растительности при ВБО // Бот. журн. Т. 49. № 6. С. 927—929.

1965. Межвузовская конференция по геоботаническому районированию // Бот. журн. Т. 50. № 7. С. 1038—1042. (Совместно с Т. И. Исаченко, Е. И. Рачковской).

1966. Межвузовская конференция по геоботаническому районированию // Геоботаническое картографирование 1966. М.; Л.: Наука. С. 65—70. (Совместно с Т. И. Исаченко, Е. И. Рачковской).

О ботанико-географическом районировании степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. Т. 51. № 10. С. 1412—1423. (Совместно с Е. И. Рачковской).

1967. [Выступление на I межвузовской конференции по геоботаническому районированию СССР] // Матер. межвуз. конф. по геоботаническому районированию СССР. М.: Изд-во МГУ. С. 252—254.

Изучение географии и структуры растительного покрова степей Казахстана в 1954—1966 гг. // Бот. журн. Т. 52. № 12. С. 1812—1823. (Совместно с Е. И. Рачковской).

Опыт обработки описаний пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке // Бот. журн. Т. 52. № 8. С. 1132—1145.

Опыт составления легенды к крупномасштабной карте растительности в пустынно-степной полосе Казахстана // Геоботаническое картографирование 1967. Л.: Наука. С. 57—67. (Совместно с Н. П. Гуричевой, Е. И. Рачковской).

1968. Динамика растительности на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике // Материалы по динамике растительного покрова: Докл. на межвуз. конф. Владимир. С. 197—198.

Опыт составления мелкомасштабной карты для степной территории Казахстана // Геоботаническое картографирование 1968. Л.: Наука. С. 5—21. (Совместно с Е. И. Рачковской).

1969. Ареал и фитоценотическая характеристика *Artemisia frigida* Willd. // Биокомплексные исследования в Казахстане. Л.: Наука. Ч. 2. С. 116—118.

Ареал и фитоценотическая характеристика *Ferula songorica* Pall. ex Schult. // Там же. С. 221—222.

Ареал и фитоценотическая характеристика *Festuca sulcata* (Hack.) Nym. // Там же. С. 90—93.

Геоботаническое районирование // Биокомплексные исследования в Казахстане. Л.: Наука. Ч. 1. С. 17—31. (Совместно с Н. Г. Кириченко, Е. И. Рачковской).

Граница между степной и пустынной областями в Центральном Казахстане // Бот. журн. Т. 54. № 4. С. 513—527. (Совместно с Е. М. Лавренко, Е. И. Рачковской).

Жанааркинский пустынно-степной стационар: растительность и фитоценотическая характеристика стационарных участков и пунктов // Биокомплексные исследования в Казахстане. Л.: Наука. Ч. 1. С. 160—195. (Совместно с И. Х. Блюменталем, Н. П. Гуричевой, Е. И. Рачковской).

Карта растительности Жанааркинского пустынно-степного стационара // Там же. (Приложение). (Совместно с Н. П. Гуричевой, Е. И. Рачковской).

Карта растительности Терсакканского сухостепного стационара // Там же. (Приложение). (Совместно с Е. И. Рачковской).

К вопросу о границе между степной и пустынной областями в Центральном Казахстане // Проблемы освоения пустынь. № 4. С. 14—20. (Совместно с Е. М. Лавренко, Е. И. Рачковской).

К 50-летию кафедры биогеографии Ленинградского государственного университета // Бот. журн. Т. 54. № 5. С. 812—815. (Совместно с Т. И. Исаченко).

Природные условия // Биокомплексные исследования в Казахстане. Л.: Наука. Ч. 1. (Совместно с С. А. Бедаревым, Н. П. Гуричевой, Е. И. Рачковской).

Растительность полосы опустыненных полынно-ковыльных степей на светлокаштановых почвах // Там же. С. 132—140. (Совместно с Н. П. Гуричевой, Е. И. Рачковской).

Растительность южной полосы сухих ксерофитноразнотравно-типчаково-ковылковых степей на каштановых почвах // Там же. С. 52—69. (Совместно с Н. П. Гуричевой, Е. И. Рачковской).

Сравнительная характеристика изученных видов растений степных сообществ // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 2. Л.: Наука. С. 252—285. (Совместно с З. Г. Беспаловой, И. В. Борисовой, Т. А. Поповой и др.).

Терсакканский сухостепной стационар: природные условия, растительность, фитоценотическая характеристика стационарных участков и пунктов // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 1. Л.: Наука. С. 78—123. (Совместно с Н. П. Гуричевой, Е. И. Рачковской).

1970. Всесоюзная научная конференция по комплексному изучению и освоению пустынных территорий Средней Азии и Казахстана (хроника) // Бот. журн. Т. 55. № 7. С. 1051—1056. (Совместно с Т. К. Гордеевой).

Е. М. Лавренко (к 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности) // Бот. журн. Т. 55. № 5. С. 735—761. (Совместно с В. Д. Александровой).

1971. Интересные флористические находки на территории степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Бот. журн. Т. 56. № 4. С. 465—475. (Совместно с Е. И. Рачковской).

О некоторых интересных участках растительности в Центральном Казахстане, требующих заповедования // Вопросы охраны ботанических объектов. Л.: Наука. С. 170—175. (Совместно с Е. И. Рачковской).

1973. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л.: Наука. 278 с. (Совместно с Е. И. Рачковской).

[Рец.] Иллюстрированный определитель растений Казахстана // Бот. журн. Т. 58. № 6. С. 924—926. (Совместно с Е. М. Лавренко).

Карта растительности степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника как основа для ботанико-географического районирования // Геоботаническое картографирование 1973. Л.: Наука. С. 30—49. (Совместно с Е. И. Рачковской).

1974. О соотношении единиц классификации растительности и таксонов районирования (на примере анализа петрофитной растительности Центрально-Казахстанского мелкосопочника) // IV Всесоюз. совещ. по классификации. Львов. С. 26—29.

Предисловие // Юнатов А. А. Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. Л.: Наука. С. 5—7.

Растительность высокогорного пояса центральной части Хангая (МНР) // VI Всесоюз. совещ. по вопр. изучения и освоения растительности высокогорий: Тез. докл. Ставрополь. С. 90—92. (Совместно с И. А. Банниковой, Д. Банзрагчем).

Methods of succession analysis in Eurasian steppes and semideserts // Handbook of vegetation science. Pt VIII: Vegetation dynamics. 1974. P. 67—71.

1975. Карта растительности степной части Казахского мелкосопочника. М. 1 : 1 500 000. 2 л. М.: ГУГК. (Совместно с Е. И. Рачковской).

Новые находки перистых ковылей на территории степной части Монгольской Народной Республики // Бот. журн. Т. 60. № 5. С. 679—687. (Совместно с Д. Банзрагчем, С. Мунх-Баяром, Ц. Цэгмид).

Путеводитель по выставке «Геоботаническое картографирование в СССР». Карты районирования. Л. 15 с. (На рус. и англ. яз.). (Совместно с Е. И. Рачковской).

IV Всесоюзное совещание по классификации растительности // Бот. журн. Т. 60. № 7. С. 1065—1070. (Совместно с А. С. Карпенко, К. А. Малиновским, Я. П. Одинак).

Eurasian steppe region and its botanical-geographycal regionalization // XII Intern. bot. congr.: Abstr. С. 156. (Совместно с Е. М. Лавренко, Е. И. Рачковской).

1976. Некоторые ботанико-географические закономерности центральной и западной частей Хангая (Монгольская Народная Республика) // Бот. журн. Т. 61. № 5. С. 593—605. (Совместно с Д. Банзрагчем).

Растительность хребта Хан-Хухийн-Ула и южной части Убсунурской впадины // Структура и динамика основных экосистем Монгольской Народной Республики. Л.: Наука. С. 99—124, 1 карта. (Совместно с Д. Банзрагчем). (На монг. яз).

1977. О ботанико-географическом районировании Хангая // Тр. Ин-та ботаники АН МНР. № 2. Улан-Батор. С. 18—39. (Совместно с Д. Банзрагчем).

О некоторых ботанико-географических закономерностях Хангая в связи с его районированием // Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука. С. 7—26. (Совместно с Д. Банзрагчем).

Отражение структуры растительного покрова на геоботанических картах // V Всесоюз. совещ. по классификации растительности: Тез. докл. Новосибирск. С. 84.

О формации киргизского ковыля (Stipeta kirghisorum) на территории Центрального Казахстана // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 84—98.

Предисловие // Там же. С. 3—4.

1978. Растительность межгорных котловин западной Монголии // VI Делегат. съезд. ВБО: Тез. докл. Л. С. 201—202.

1979. О новой схеме геоботанического районирования Украины // Геоботаническое картографирование 1979. Л.: Наука. С. 50—54.

Карта растительности Монгольской Народной Республики. М. 1 : 1 500 000. М.: ГУГК. 4 л. (Совместно с А. А. Юнатовым, Б. Дашнямом, Е. М. Лавренко).

1980. Ботанико-географические исследования в МНР. М.: Наука; Наука Хэврэл. 12 с. (На рус. и монг. яз.).

Евгений Михайлович Лавренко (к 80-летию со дня рождения и 60-летию научной деятельности) // Бот. журн. Т. 65. № 3. С. 436. (Совместно с Р. В. Камелиным, Т. И. Исаченко).

Карта растительности МНР и пути ее практического использования // Биологические ресурсы МНР, их использование и охрана. Улан-Батор. С. 31—44. (Совместно с Б. Дашнямом, Е. И. Рачковской).

1981. Карта растительности Монгольской Народной Республики // Геоботаническое картографирование 1981. Л.: Наука. С. 3—22.

[Рец.] Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики (опыт синтаксономического анализа с использованием флористических критериев) // Бот. журн. Т. 66. № 12. С. 1792—1799. (Совместно с В. И. Василевичем, Н. П. Гуричевой, Е. П. Матвеевой).

1982. Новые виды для флоры Монгольской Народной Республики // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 19. С. 185—188.

Особенности высокогорной растительности Монгольской Народной Республики // VIII Всесоюз. совещ. «Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий»: Тез. докл. Свердловск. С. 38—39.

Растительность западной части Монгольской Народной Республики // Тр. Ин-та ботаники АН МНР. Т. 5. Улан-Батор. (На монг. яз.). (Совместно с Х. Буян-Оршихом).

1983. Ботанико-географические исследования в западной части МНР // Symp.: Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolischen Volksrepublik. Halle. Thesen. Bot. Beitr. S. 51—53. (На рус. и нем. яз.). (Совместно с И. Ю. Сумериной).

Развитие геоботанического картографирования в Ботаническом институте АН СССР // Геоботаническое картографирование 1983. Л.: Наука. С. 3—18. (Совместно с Т. И. Исаченко).

Растительность Джаргалант-Ула // Изв. АН МНР. № 3. С. 44—56. (На монг. яз.). (Совместно с Х. Буян-Оршихом, У. Бекетом, И. Ю. Сумериной).

1984. Ботанико-географические и картографические исследования в МНР // Междунар. совещ. «Исследование природных ресурсов МНР»: Тез. Докл. Братислава. С. 34—35. (Совместно с Е. М. Лавренко, Е. И. Рачковской и др.).

Карта растительности СССР. М. 1 : 16 000 000 // Атлас СССР. М.: ГУГК. С. 108—109. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Г. Д. Катениной и др.).

[Рец.] Растительные сообщества Тувы // Бот. журн. Т. 69. № 3. С. 418—422. (Совместно с Н. П. Гуричевой).

Vegetation map of European C. E. C. member countries (an experience of international co-operation) // 12 Intern. Cartogr. Assoc. Pert, Australia. Vol. 2. P. 803—804. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, В. В. Липатовой).

1985. Геоботанические карты МНР и пути их практического использования // Тр. Ин-та ботаники АН МНР. Улан-Батор: Изд-во АН МНР. № 7. С. 23—34. (Совместно с Б. Дашнямом, Д. Банзрагчем, Е. И. Рачковской). (На монг. яз.).

Карта растительности европейских стран — членов СЭВ. Общие положения, легенда // Геоботаническое картографирование 1985. Л.: Наука. С. 7—34. (Совместно с И. Бондевым, А. Борхиди, Г. Гофманом и др.).

О Национальном атласе Монгольской Народной Республики // Геоботаническое картографирование 1985. Л.: Наука. С. 68—72.

Pflanzengeographische Untersuchungen im Westen der Mongolischen Volksrepublik // Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolischen Volksrepublik. Halle. Bd. 5. S. 109—115. (Совместно с И. Ю. Сумериной, У. Бекетом, Х. Буян-Оршихом).

Vegetation map of Europe project // Biology international.The new magazine of the International Union of Biological sciences (IUBS). P. 17—18. (Совместно с С. А. Грибовой, Р. Нейхейслом).

1986. Ботанико-географические исследования в МНР // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики: Тез. докл. М.: Наука. С. 55—56. (Совместно с Е. А. Волковой, Е. М. Лавренко, Е. И. Рачковской).

Второе рабочее совещание по «Карте растительности европейских стран — членов СЭВ» // Геоботаническое картографирование 1986. Л.: Наука. С. 56—61.

Новая обзорная карта растительности СССР // Там же. С. 3—13. (Совместно с А. В. Беловым, С. А. Грибовой и др.).

Новые ботанические карты МНР // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики: Тез. докл. М.: Наука. С. 85—86.

Основные черты высокогорной растительности Монгольской Народной Республики // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. С. 121—127.

1987. Интерпретация листа XI [на XXII Генеральной сессии Международного союза биологических наук (IUBS)] // Геоботаническое картографирование 1987. Л.: Наука. С. 84—90. (Совместно с С. А. Грибовой).

Карта растительности европейских стран — членов СЭВ // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по картографии. М. С. 198—199. (Совместно с С. А. Грибовой).

Карта растительности в Национальном атласе МНР // Там же. С. 234—235.

Карта растительности для Национального атласа Монголии // Геоботаническое картографирование 1987. Л.: Наука. С. 5—26. (Совместно с Е. А. Волковой, Е. И. Рачковской, И. Ю. Сумериной).

Карта растительности для вузов — новый этап обзорного геоботанического картографирования // Новые карты для высшей школы. Системное географическое картографирование СССР и мира. М.: Изд-во МГУ. С. 92—103. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. В. Котовой, Т. К. Юрковской).

Современное состояние геоботанического картографирования в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР // Картография в эпоху НТР. Теория, методы, практика: Тез. докл. М. С. 226—227. (Совместно с С. А. Грибовой).

1988. Ботанико-географические и картографические исследования в Монгольской Народной Республике // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино: Наука. С. 137—159. (Совместно с У. Бекетом, Х. Буян-Оршихом, Е. А. Волковой и др.).

Евгений Михайлович Лавренко (1900—1987) // Бот. журн. Т. 73. № 4. С. 609—610. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Карта растительности Европы и вопросы классификации // Геоботаническое картографирование 1988. Л.: Наука. С. 3—13. (Совместно с С. А. Грибовой, Р. Нейхейслом, Т. К. Юрковской).

Широтные и долготные изменения растительности гор Монголии // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 262—273.

Present-day state of geobotanical mapping in Botanical Institute AS USSR // Actes de la 13 conference cartographique internationale. Morelia. Mich. Mexique. Vol. 3. (На англ. и фр. яз.). (Совместно с С. А. Грибовой).

Principles of constructing legend to the maps of vegetation of the World and continents for the Atlas «Natural environment and natural resources of the World» // Там же. (Совместно с С. А. Грибовой, И. Т. Федоровой).

1989. Ботанические карты в Атласе МНР // Национальный атлас Монгольской Народной Республики. Проблематика и научное содержание. Новосибирск: Наука. С. 90—98. (Совместно с У. Бекетом, Х. Буян-Оршихом, Е. А. Волковой).

Зональная растительность; Пампасы; Плакорная растительность; Прерии; Степь // Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 216; 444; 475—476; 503; 608—609.

Методические рекомендации по оценке и картографированию современного состояния экосистем. Улан-Батор: Изд-во ГУГК МНР. 108 с. (Совместно с коллективом авторов).

Степи и производные сообщества на их месте // Методические указания по картам для высших учебных заведений. М. Вып. 1. С. 28—34.

Степь как тип растительности // VII Всесоюз. совещ. по классификации растительности: Тез. докл. Минск. С. 46—47.

A survey reconstructed vegetation map of the european CEC-member countries // Abstr. 14th World conf. JCA. Budapest. (Совместно с С. А. Грибовой, Р. Нейхейслом, Т. К. Юрковской).

1990. Интерпретирующая картографическая модель экосистем МНР (принципы построения картографической основы) // Методические вопросы оценки состояния природной среды МНР: Тез. докл. Пущино. С. 118—120. (Совместно с П. Д. Гуниным, Е. А. Востоковой, Ц. Даваажамцем и др.).

Карта растительности Монгольской Народной Республики. М. 1 : 3 000 000 // Национальный атлас МНР. Улан-Батор; М.: ГУГК. С. 72—73. (Совместно с У. Бекетом, Х. Буян-Оршихом, Е. А. Волковой и др.).

Растительность СССР. Карта для высших учебных заведений. М. 1 : 4 000 000. М.: ГУГК. 4 л. (Совместно с А. В. Беловым, И. И. Букс, С. А. Грибовой и др.).

Современное состояние геоботанического картографирования в СССР и за рубежом // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. Т. 10. М. С. 3—172. (Совместно с И. Т. Федоровой).

Степи Евразии (ботанико-географические закономерности, особенности функционирования, вопросы охраны) // Экология и природопользование в Монголии: Тез. докл. Улан-Батор. С. 11—13.

1991. Степи Евразии // Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Л.: Наука. Т. 35. 146 с. (Совместно с Е. М. Лавренко, Р. И. Никулиной).

К вопросу классификации фитоэкологических карт // Принципы и методы экологического картографирования: Тез. докл. Пущино. С. 9—10. (Совместно с И. Т. Федоровой, Е. А. Волковой). (На рус. и англ. яз.).

1992. Памяти коллеги // Геоботаническое картографирование 1991. СПб. С. 86—87. (Совместно с Т. К. Юрковской).

Steppes of the former Soviet Union and Mongolia // Ecosystems of the World / Ed. by R. T. Coupland. Amsterdam. Vol. 8B. P. 3—59. (Совместно с Е. М. Лавренко, И. В. Борисовой, Т. А. Поповой, Н. П. Гуричевой, Р. И. Никулиной).

1993. Ботаническая география степной Евразии // Степи Евразии, их современное состояние, вопросы охраны и восстановления. СПб.; М. С. 6—36. [Рец.] Иван Бондев. Растителността на България. Карта в М. 1 : 600 000 с обяснителен текст. 1991 // Бот. журн. Т. 78. № 4. С. 140—143.

1994. Очередное рабочее совещание по «Карте растительности Европы» // Геоботаническое картографирование 1992. СПб.: Наука. С. 55—58. (Совместно с Т. К. Юрковской).

[Рец.] Д. Митителу, М. Паука-Команеску. Потенциальная растительность Румынии // Бот. журн. Т. 79. № 8. С. 125—128. (Совместно с Т. К. Юрковской).

Bibliography: vegetation of Russia on the geobotanical maps // Excerpta Botanica. Sec. B. Bd 30. N. 3. P. 211—240; N. 4. P. 241—320. (Совместно с Т. Г. Полозовой, И. Т. Федоровой).

Structural-dynamic approach to the study of vegetation of large territories // 37th IAVS symp. «Large area vegetation surveys». Bailleul, France. P. 31. (Совместно с Т. К. Юрковской).

The steppes of *Helictotrichon desertorum* s. l. in Kazakhstan and West Mongolia // Там же. P. 85.

1995. Карта растительности Европы. Международное сотрудничество в области геоботанического картографирования // Бот. журн. Т. 80. № 10. С. 14—23. (Совместно с З. Нейхейсловой, Т. К. Юрковской).

Степные экосистемы // Экосистемы Монголии: распространение и современное состояние. М.: Наука. С. 142—156. (Совместно с В. Н. Храмцовым, П. П. Дмитриевым).

Ecosystems of Mongolia. 1 : 1 000 000 s. / Ed. by P. D. Gunin, E. A. Vostokova. Карта 15 л. (Совместно с коллективом авторов).

1996. Карта восстановленной растительности стран Центральной и Восточной Европы. М. 1 : 2 500 000 / Под ред. С. А. Грибовой и Р. Нейхейсла. СПб. 6 л. (Совместно с коллективом авторов).

Map of reconstructed vegetation of Central and Eastern Europe. 1 : 2 500 000 s. / Ed. by S. A. Gribova, R. Neuhäusl. St. Petersburg. 6 sheets. (Совместно с коллективом авторов).

The steppes of Mongolia // Braun-Blanquetia. Camerino. Vol. 17. 80 p. (Совместно с В. Н. Храмцовым).

The vegetation map of Europe / International cooperation in geobotanical mapping // Biology international. The News Magazine of the International Union of Biological Science (IUBS). Paris. N 32. P. 10—17. (Совместно с Т. К. Юрковской, З. Нейхейсловой).

1997. [Рец.] В. Хильбиг. Растительность Монголии // Бот. журн. Т. 82. № 7. С. 138—142. (Совместно с Е. А. Волковой).

1998. Вклад выпускников кафедры ботанической географии СПбГУ в развитие геоботанического картографирования в России // Проблемы ботанической географии. К 80-летию кафедры ботанической географии Санкт-Петербургского государственного университета. СПб. С. 76—89.

1998. Екатерина Ивановна Рачковская (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 83. № 3. С. 153—162. (Совместно с Е. А. Волковой, Н. П. Литвиновой).

2000. Евгению Михайловичу Лавренко 100 лет // Степной бюллетень. № 6. С. 49—51.

Предисловие // Евгений Михайлович Лавренко. Библиография трудов. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 5—10.

© Е. А. Волкова, Е. И. Рачковская, В. Н. Храмцов

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Институт ботаники и фитоиндикации
НАН Казахстана
Алма-Ата

Получено 17 XII 1999

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

К. Ф. ХМЕЛЕВ, Т. И. КУНАЕВА. РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ МЕЛОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ БАССЕЙНА СРЕДНЕГО ДОНА. Воронеж, 1999. 214 с.

V. I. VASILEVITCH. *K. PH. HMELEV, T. I. KUNAEVA.* VEGETATION COVER OF CHALK OUTCROPS IN MIDDLE DON WATERSHED. VORONEZH, 1999

Флора меловых обнажений юга России и Украины давно привлекала внимание ботаников своим своеобразием и загадочностью происхождения. По этому поводу велись продолжительные дискуссии, в которых принимали активное участие многие крупные отечественные ботаники. К настоящему времени флора этих обнажений известна весьма хорошо, но растительные сообщества на выходах мелов оставались малоизученными.

В рецензируемой монографии впервые дается обзор типов растительных сообществ, встречающихся на мелах в Воронежской области. Авторы располагали большим фактическим материалом: свыше 1100 геоботанических описаний, 75 экологических профилей. Меловые обнажения весьма широко распространены на территории Воронежской обл. и представляют собой весьма существенный элемент растительного покрова.

На меловых обнажениях авторы выделяют 2 типа растительности: тимьянники и степи. Тимьянники нередко рассматривались как особый тип растительности, так как в них преобладают полукустарнички, а не дерновинные злаки, как в степях. Среди тимьянников много открытых группировок, которые авторы не считают фитоценозами, следуя определению В. Н. Сукачева. Это или отдельные экземпляры растений на незаросших мелах с общим покрытием 1—2 %, или фрагменты фитоценозов, разделенные большими пустыми промежутками. Для классификации открытых группировок (агрегаций и семиагрегаций) вместо ассоциаций авторы книги используют термин «комитация» В. Д. Александровой. Выделено 30 комитаций. Может быть, это излишняя щепетильность, и не стоит классифицировать отдельно открытые группировки. Европейские сторонники классификации по Браун-Бланке любые группировки растительности классифицируют с использованием обычной системы единиц (ассоциация, союз, порядок, класс), в том числе и группировки на обнаженных скалах, которые всегда отличаются низким проективным покрытием.

Эти комитации образуют экологические ряды, связанные с увеличением содержания мелкозема и уменьшением щебнистости субстрата. Авторы считают их длительно существующими, не сменяющимися со временем климаксовыми сообществами, так как их существование постоянно поддерживается процессами эрозии. Но это значит, что такие группировки и являются климаксовыми в условиях постоянно существующих обнажений мела. Все же теория поликлимакса сейчас является общепризнанной.

Для каждой комитации указывается положение в рельефе, субстрат, положение в сукцессионных рядах, распространение по области. Геоботанические описания в работе не даются, но в тексте приводится довольно подробная характеристика группировок с указанием большого числа обильных и характерных видов, что дает достаточно полное представление о флористическом ядре каждой комитации. Возможно, отсутствие таблиц с описаниями не понравится некоторым российским приверженцам флористической классификации, но все же это гораздо лучше фитоценотических таблиц без текста, что в последнее время встречается в геоботанических работах. Всего выделено 11 типов открытых группировок на плотном и рыхлом мелу с неразвитыми почвами. Эту информацию хорошо бы дополнила какая-то схема их распределения в зависимости от факторов среды, какая-то ординация.

Вторым типом растительности меловых обнажений являются степи, точнее тимьянниковые степи, которые приурочены к слаборазвитым щебнистым почвам черноземного вида. В тимьянниковых степях авторы выделяют большое число растительных ассоциаций, что отражает реальное разнообразие растительности, но большая часть ассоциаций только названа, что, конечно, недостаточно. Однако флористическое ядро тимьянниковых степей охарактеризовано хорошо.

Кальцефитно-петрофитные луговые степи, которые Д. И. Литвинов назвал «сниженными альпами» и которые представляют очень большой интерес для каждого геоботаника, получили не только флористическую, но и фитоценотическую характеристику. Обязательными доминантами для них являются *Carex humilis* и *Thuidium abietinum.*

В работе дана также характеристика меловых сосняков и нагорных березняков. Последние мало известны, и эти данные весьма полезны для полного представления о растительности меловых обнажений. К сожалению, и меловые боры, и нагорные березняки сохранились в Воронежской обл. очень плохо.

Специальная глава посвящена динамике растительности меловых обнажений, где подробно характеризуются пионеры зарастания мелов и выделены стадии зарастания. Здесь же рассматривается дигрессия растительности под влиянием выпаса и процессов эрозии склонов.

Заканчивается книга главами об охране растительного покрова меловых обнажений и его рациональном использовании. Здесь даются сведения о том, где эти обнажения охраняются и что еще целесообразно охранять. Для сохранения растительного покрова вне особо охраняемых природных территорий рекомендуется умеренный выпас и проведение противоэрозионных мероприятий. В качестве приложения в книге приведен конспект флоры кальцефитов, включающий 148 видов с данными по жизненной форме, экологии и распространению в Воронежской обл.

К сожалению, в книге весьма много опечаток, она плохо отредактирована, что в последнее время встречается нередко, когда авторам приходится самим и писать, и редактировать рукописи.

Впервые дается полная картина растительности меловых обнажений весьма крупного региона — Воронежской обл. Эта работа существенно дополняет наши знания о растительности меловых обнажений России. Вышла она в Воронеже тиражом всего сто экземпляров, найти ее геоботаникам и флористам будет нелегко, и я надеюсь, что публикация этой рецензии поможет отыскать им эту книгу.

© *В. И. Василевич*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 XII 1999

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2000. Vol. 85. N 8) Page

Perestenko L. P. Evolution of brown algae (*Phaeophyta*) in the World Ocean. 1. Patterns of brown algae geographical distribution 1
Oganezova G. H. Fruit and seed structure of some *Asparagaceae* s. l. in connection with the volume and phylogeny of the family 14
Yeremin V. M., Roi Yu. F. Bark tissues formation of one-year stem of woody plants 33
Pospelova E. B. The ecological analysis of vascular flora and classification of ecotopes of Levinson-Lessing lake region (Byrranga mountains, Central Taimyr) 44
Sheremetev S. N. Some features of water relations of Mongolian Altai alpine plants 61

COMMUNICATIONS 68

Vassilyev A. E. Cell component dynamics in the leaf tissues of *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) during differentiation. 1. The apical meristem and leaf primordia 68
Kravkina I. M. The chloroplast structure in leaf chlorenchyma cells of *Dianthus repens* (*Caryophyllaceae*) in response to high concentrations of soil nickel 83
Orlova L. V. On the diagnostic features of the microstrobili and microsporophylls in the genus *Pinus* (*Pinaceae*) 86
Mikheev A. D., Smirnova N. I. On the complementary (biochemical) feature characteristic of the species *Eremurus zangezuricus* (*Asphodelaceae*) 92
Sonina A. V., Fadeeva M. A., Markovskaya E. F. Pattern of formation of epilithic lichen associations of the east shore of the Onega lake 95

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 104

Belyaeva I. V. A new variety of *Salix viminalis* (*Salicaceae*) from Tumen region 104
Arevshatian I. G. Revision of *Astragalus* (*Fabaceae*) of Armenia. Section *Onobrychium* . 105
Mironova N. V. The new species of the genus *Rosa* (*Rosaceae*) from Rostov region 110
Umanets O. Yu. A new species of the genus *Helichrysum* (*Asteraceae*) from the Black Sea coast 112
Lazkov G. A., Kenzhebaeva N. V. New taxa and floristic records in Kirghiz Republic . . . 114

FLORISTIC FINDINGS 119

Plaksina T. I. New and rare vascular plant species growing on the left bank of the Volga Syrt (Samara district) 119

PLANT WORLD CONSERVANCY 123

Sergienko V. G. Endangered botanical objects in the northern part of Eastern Europe 123
New plant names index 131

ANNIVERSARIES AND DATES 132

Volkova E. A., Rachkovskaya E. I., Khramtsov V. N. Zoya Vladimirovna Karamysheva (on the occasion of her 70th birthday) 132

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 143

Vasilevitch V. I. *Hmelev K. Ph., Kunaeva T. I.* Vegetation cover of chalk outcrops in Middle Don watershed. 1999 143

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 8) Стр.

Перестенко Л. П. Эволюция бурых водорослей (*Phaeophyta*) в Мировом океане. I. Особенности географического распространения 1
Оганезова Г. Г. Структура плода и семени некоторых спаржевых (*Asparagaceae* s. l.) в связи с объемом и филогенией семейства 14
Еремин В. М., Рой Ю. Ф. Формирование тканей коры однолетних стеблей древесных двудольных растений 33
Поспелова Е. Б. Экологический анализ флоры сосудистых растений и классификация экотопов района озера Левинсон-Лессинга (горы Бырранга, Центральный Таймыр) 44
Шереметьев С. Н. Некоторые особенности водного режима высокогорных растений Монгольского Алтая 61

СООБЩЕНИЯ 68

Васильев А. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) в ходе дифференциации. 1. Апикальная меристема и листовые примордии 68
Кравкина И. М. Структура хлоропластов клеток хлоренхимы листа *Dianthus repens* (*Caryophyllaceae*) при избытке никеля в почве 83
Орлова Л. В. О диагностических признаках микростробилов и микроспорофиллов у сосен (*Pinus*, *Pinaceae*) 86
Михеев А. Д., Смирнова Н. И. О дополнительном (биохимическом) признаке в характеристике вида *Eremurus zangezuricus* (*Asphodelaceae*) 92
Сонина А. В., Фадеева М. А., Марковская Е. Ф. Закономерности формирования прибрежных эпилитных лишайниковых сообществ восточного побережья Онежского озера 95

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 104

Беляева И. В. Новая разновидность *Salix viminalis* (*Salicaceae*) из Тюменской области 104
Аревшатян И. Г. Ревизия *Astragalus* (*Fabaceae*) Армении. Секция *Onobrychium* 105
Миронова Н. В. Новые виды рода *Rosa* (*Rosaceae*) из Ростовской области 110
Уманец О. Ю. Новый вид рода *Helichrysum* (*Asteraceae*) с Черноморского побережья . 112
Лазьков Г. А., Кенжебаева Н. В. Новые таксоны и флористические находки в Киргизии 114

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 119

Плаксина Т. И. Новые и редкие виды растений во флоре Сыртового Заволжья (Самарская область) 119

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 123

Сергиенко В. Г. Нуждающиеся в охране ботанические объекты Севера Восточной Европы 123
Указатель новых названий растений 131

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 132

Волкова Е. А., Рачковская Е. И., Храмцов В. Н. Зоя Владимировна Карамышева (к 70-летию со дня рождения) 132

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 143

Василевич В. И. *К. Ф. Хмелев, Т. И. Кунаева.* Растительный покров меловых обнажений бассейна Среднего Дона. 1999 143

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 8. 1—144